

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**IMPACTS DES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITÉ SUR
LE FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME BENTHIQUE
EN ZONE INTERTIDALE**

Thèse présentée

dans le cadre du programme de doctorat en océanographie

en vue de l'obtention du grade de *Philosophiae Doctor*

PAR

© ADELINE PIOT

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Gesche Winkler, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

Philippe Archambault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christian Nozais, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Christopher McKindsey, codirecteur de recherche, Pêches et Océans Canada

Suzanne Dufour, examinatrice externe, Memorial University of Newfoundland

Dépôt initial le 4 avril 2012

Dépôt final le 7 août 2012

" Le problème n'est pas de savoir si l'homme modifiera ou non les systèmes naturels, mais bien plutôt comment il le fera "

(René Dubos - Les dieux de l'écologie, 1973)

REMERCIEMENTS

Mon doctorat a été comme une grande expédition, une aventure dans laquelle je me suis lancée il y a quelques années, sans trop me poser de questions... j'avais une idée de la destination, mais je ne me doutais pas à quel point la route pouvait être sinueuse et montagneuse. Il a fallu traverser de nombreuses épreuves, parfois difficiles, parfois prometteuses et encourageantes, mais toujours dans un même but : arriver à destination! Sur ce long chemin, j'ai eu la chance de rencontrer des nombreuses personnes qui m'ont beaucoup appris, autant au niveau professionnel que personnel. Je tiens donc à vous remercier tous sincèrement de m'avoir permis de me rendre jusqu'au bout!

Cette aventure n'aurait bien sûr pas existé sans la présence de mon directeur de recherche Philippe Archambault. Merci beaucoup pour toute la liberté que tu m'as laissée tout au long de ce doctorat. J'ai été un peu déstabilisée au début, ne sachant pas trop quel chemin choisir et comment gérer autant de possibilités, mais avec le recul, ces opportunités m'ont permis de me forger un caractère plus fort. J'ai aussi pu axer ce doctorat vers des domaines qui me tiennent à cœur, entre autres en ajoutant un chapitre en lien direct avec les impacts de l'aquaculture sur l'environnement. Grâce à ton aide, j'ai aussi eu l'opportunité de participer à de nombreuses conférences et de faire des stages en Allemagne, à Vancouver et à Terre Neuve. Lors de nos discussions, tu m'as également permis de changer la vision que j'avais de la science, puisque je comprends maintenant un peu mieux tout le côté « politique » qui est en arrière. Je me sens maintenant d'avantage prête à m'aventurer dans d'autres projets.

Cette histoire n'aurait pas été la même sans mes deux codirecteurs de recherche Christian Nozais et Chris McKindsey. Merci énormément Christian pour le temps que tu as

pris pour discuter avec moi, regarder mon travail, le corriger et me conseiller. J'ai toujours beaucoup apprécié avoir ton point de vue sur les problèmes que je rencontrais, et ça m'a beaucoup aidée à avancer dans cette aventure. Un énorme merci aussi pour ton soutien, surtout vers la fin de cette thèse, alors que ma destination finale me paraissait très lointaine, voire même impossible à atteindre. Quant à toi, Chris, nous n'avons pas eu l'occasion de nous croiser très souvent, mais nos conversations ont toujours été très constructives. Je suis souvent ressortie de nos réunions avec beaucoup plus de questions qu'en entrant, mais cela m'a permis d'explorer de nouvelles avenues très enrichissantes.

Je voudrais aussi remercier les membres de mon comité de thèse qui m'ont aidée pendant ces années de doctorat, Suzanne Dufour et Gesche Winkler. Merci beaucoup pour votre présence (virtuelle ou non) et vos commentaires constructifs lors de mes séminaires. Merci Gesche pour ta bonne humeur et ton regard critique sur mon travail. Merci aussi d'avoir accepté la présidence de mon jury de thèse. Suzanne, merci énormément pour ton accueil chaleureux lors de mon stage à Terre-Neuve et pour notre visite des sites aquacoles de la baie de Fundy. J'espère que cela nous ouvrira des portes pour de futurs projets.

D'autres personnes sont également intervenues afin de m'aider à avancer tout au long de ce doctorat. Je tiens ainsi à remercier Claude Belzile pour son aide dans la partie « bactéries » de cette thèse ainsi qu'Emma Michaud pour ses conseils en « bioturbation ». Finalement, un énorme merci à Leah Bendell pour mon stage à Vancouver. Grâce à tes conseils et ton expertise, j'ai pu optimiser mon séjour sur la côte Ouest. Merci également pour ton accueil chaleureux et pour m'avoir permis de profiter de cette belle région.

Le chemin a parfois été escarpé, particulièrement lors de « l'aventure GAME » au début de ce doctorat. Pourtant, ce projet international semblait prometteur... Malheureusement, les algues du Saint-Laurent étant exceptionnelles (des algues qui poussent dans le noir!), les résultats n'ont pas pu être intégrés à cette thèse... Malgré tout, j'en retire une expérience positive, ce qui n'aurait probablement pas été le cas sans la présence de mon coéquipier et ami Matthaeus Vasel. Merci beaucoup pour les beaux moments passés ensemble à la station et pour ton soutien lors de notre retour en Allemagne.

Même si les journées étaient très (trop!) longues, tu as toujours trouvé le moyen de rendre l'atmosphère agréable, avec beaucoup de rires et d'humour. Ça n'aurait définitivement pas été la même chose avec un autre.... Vive la « team Canada! »

Bien sûr, je voudrais remercier tous ceux qui ont participé à financer ce grand voyage... en particulier le réseau CHONe (Canadian Healthy Oceans Network) et le RAQ (Réseau Aquaculture Québec) qui m'a permis d'obtenir une bourse FONCER (Programme de formation orientée vers la nouveauté, la collaboration et l'expérience en recherche). Grâce à ces deux réseaux et à l'aide de l'UQAR, j'ai pu assister à de nombreux congrès et financer mes stages à l'extérieur.

Je voudrais également remercier toutes « les filles du labo de Phil », pour votre aide de près ou de loin dans cette aventure. En particulier, j'aimerais nommer Annie Séguin, Heike Link, Cindy Grant, Virginie Roy, Aurélia Mouret et Blandine Gaillard qui ont participé activement, lors de discussions, de relectures ou d'aide sur le terrain. Merci également à Lisa Treau De Coeli et Gustavo Guarin Yunda (un gars!) pour l'identification des organismes trouvés à Vancouver. J'ai reçu aussi une aide très appréciée à Vancouver de la part de Keiko Nabetani et Kayi Chan. Je tiens aussi à remercier mes 2 stagiaires, Kévin Coustaut, qui m'a aidé sur le terrain et pour les analyses en 2008, et Guillemette Saubiez pour l'analyse des échantillons de bioturbation durant l'hiver 2012. Finalement, de nombreuses personnes m'ont aidée et ont allégé ma tâche grâce à leur généreuse aide. Pour ne citer qu'eux : Gwénaëlle Chaillou, Frédéric Olivier, Bruno Cayouette, Sylvain Leblanc, Gilles Desmeules, Sylvie Fillion, Jocelyne Desgagnés, Nycole Bérubé. Merci!

Toute cette aventure n'aurait pas été possible sans la présence de mes amis. Tout d'abord, tous les amis du bureau des doc' avec qui nous avons partagé nos émotions « à vif » : surtout les deux Amélie (Amélie Crespel et Amélie Sallon), Annie, Virginie, Blandine, Dominique, Heike et Bertrand. Ensuite, il y a toutes les amies du labo : Laure, Cindy, Lisa, Pauline, Aurélia et j'en oublie sûrement... Merci également à tous les autres amis rencontrés lors de cette thèse, la « gang du midi » : Sarah, Iften et Renée, JB, Nico, Rachel, Mickaël... dîner avec vous, c'était une belle façon d'oublier les tracas de la

matinée! Finalement, je veux remercier tout mes amis proches, d'ici et d'ailleurs, qui m'ont supportée, faite rire et changée les idées pendant toutes ces années : Émilie, Stéphane, Sabin et Kathy, Benoit, Pascal, JF et Dom, Marco, pour ne citer qu'eux...

Je remercie aussi mes deux familles d'adoption. Tout d'abord, Nathalie et Alain, ainsi que Frédérique, Alexandre et Emmanuelle. J'ai toujours beaucoup apprécié votre compagnie et je vous remercie énormément de m'avoir permis de me sentir en famille en votre présence. Ensuite, Marjolaine et Gino ainsi qu'Émile, Leila, Hubert et Lydiane. Je vous apprécie énormément. Je n'ai pas seulement trouvé un logement en venant visiter votre maison une matinée de printemps, mais de véritables amis. Je suis extrêmement touchée que vous m'ayez choisie comme marraine de Lydiane, et je vous promets de remplir mon rôle au mieux.

Finalement, les derniers et aussi les plus importants pour moi, ma famille. Merci pour tout. Je ne suis pas très présente physiquement et ne donne pas beaucoup de nouvelles, mais je pense très souvent à vous. La terrible épreuve que nous avons traversée en janvier 2010 m'a fait réaliser à quel point je tenais à vous et à quel point vous êtes loin. Papa, Maman, Lise, Benjamin, Guillaume et Marilyne et les 3 gars : Antoine, Loris et Nolan, je vous aime fort. J'aurais beaucoup aimé rencontrer notre petite Léa, mais je suis sûre qu'elle veille sur nous... Enfin, un gros merci à mes grands-parents, ma marraine, mes oncles et tantes et mes cousins... merci pour vos appels et vos messages d'encouragement!

Une nouvelle fois, merci pour tout! L'épreuve aurait été encore plus longue et difficile sans vous!

espèces, en particulier leur mode de bioturbation, plutôt que la richesse spécifique pour prédire les changements du compartiment microbien des sédiments.

Les changements dans les fonctions de l'écosystème associés à l'ajout d'espèces durant les activités de conchyliculture en zone intertidale ont été étudiés (Chapitre 3). Ce cas réel a montré une altération de la composition macrofaunique ainsi qu'un enrichissement organique et en particules sédimentaires fines dans les sites conchylicoles. Cependant, ces changements n'ont pas entraîné de modification pour les compartiments méiofauniques et microbiens, ni pour les flux biogéochimiques par rapport aux sites de référence (sans conchyliculture). L'ajout d'espèces n'entraînerait donc pas nécessairement de modifications dans les fonctions mesurées, surtout si la richesse spécifique n'est pas modifiée. Cela suggère que les fonctions associées aux espèces introduites sont semblables à celles associées aux espèces indigènes. Cependant, d'autres caractéristiques telles que la biomasse macrofaunique et le contenu en chlorophylle *a* semblent être de meilleurs prédicteurs des changements des fonctions que la richesse spécifique elle-même.

En conclusion, cette thèse montre la grande complexité de la relation biodiversité – fonction de l'écosystème dans la zone intertidale, surtout lorsque l'on considère des organismes de tailles et de niveaux trophiques différents. L'approche multiple proposée s'est avérée être une stratégie très efficace et complète pour une meilleure vision de l'impact des changements de biodiversité dans son ensemble. Bien que des études supplémentaires soient nécessaires pour comprendre plus en profondeur les processus en jeu, nous avons montré l'importance de considérer les traits fonctionnels des espèces, ainsi que d'autres caractéristiques des communautés (ex. biomasse). Ainsi, la biodiversité fonctionnelle, plutôt que la richesse spécifique, pourrait être un bon moyen de prédire les changements des fonctions dans le futur.

Mots clés :

Biodiversité, fonctionnement de l'écosystème, benthos, macrofaune, méiofaune, bactéries, conchyliculture, flux biogéochimiques, interactions trophiques et non-trophiques

RÉSUMÉ

Face à l'accroissement de l'extinction mondiale des espèces et de l'introduction d'espèces invasives, de nombreux chercheurs se sont intéressés à l'impact des changements de biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème depuis les deux dernières décennies. Cependant, ces études ont été essentiellement concentrées sur le milieu terrestre, au détriment du milieu marin. L'objectif principal de cette thèse était donc de mieux comprendre comment une modification de la biodiversité affecte le fonctionnement de l'écosystème benthique intertidal, système fortement soumis aux pressions anthropiques. Pour ce faire, cette thèse a été divisée en 2 axes principaux. Tout d'abord, une étude en laboratoire utilisant le modèle de la communauté à *Macoma balthica* (Chapitres 1 et 2) visait à mieux comprendre les processus sous-jacents à une modification de la biodiversité. Ensuite, une étude d'un cas réel de changement de biodiversité associé à la conchyliculture de l'huître Pacifique et de la palourde japonaise, deux espèces introduites, (Chapitre 3) a testé l'impact de ces changements directement en milieu naturel.

Une approche multiple (Chapitre 1) a été utilisée pour mieux cerner le rôle de 3 espèces macrofauniques et de la méiofaune sur le fonctionnement de l'écosystème. Pour cela, nous avons considéré à la fois les traits fonctionnels des espèces, les interactions entre ces espèces et leur rôle sur une multitude de fonctions. Nous avons ainsi mis en avant le rôle prépondérant du polychète *Alitta virens*, biodiffuseur à galerie, sur les flux biogéochimiques. De plus, le dépositivore *M. balthica* a entraîné une modification du contenu en matière organique et des bactéries dans les sédiments de surface, tandis que *Mya arenaria* avait moins d'impact sur les fonctions mesurées. De plus, la méiofaune a engendré de forts changements, modifiant les interactions entre les organismes macrofauniques et leurs effets sur les fonctions mesurées. Cette étude a donc montré que chaque espèce présentant des traits fonctionnels différents peut affecter différentes fonctions.

La richesse spécifique et les traits fonctionnels des espèces benthiques (Chapitre 2) ont été utilisés pour élucider leurs effets sur le compartiment bactérien des sédiments. Les résultats ont montré une forte modification de l'abondance bactérienne ainsi que de l'activité et / ou de la composition de ce compartiment en présence de *A. virens*. Le fort remaniement sédimentaire (bioturbation) engendré par ce vers en serait la principale cause, changeant les propriétés des sédiments profonds et par conséquent le compartiment bactérien. La présence de la méiofaune jouerait également un rôle important dans ces processus. Ainsi, ce chapitre souligne l'importance de considérer les traits spécifiques des

ABSTRACT

Species extinctions as well as species invasions have been increasing all over the world. This has led researchers to further investigate the impacts of biodiversity changes on ecosystem functioning during the two last decades. However, most studies focus on the terrestrial environment, while marine systems have been understudied. The main objective of this thesis was to better understand how biodiversity changes modify the functioning of benthic intertidal ecosystems, which represent zones submitted to strong anthropogenic pressure. This question has been addressed following two main axes. First, we run a laboratory experiment (Chapter 1 and 2) using the *Macoma balthica* community as model, to better understand the processes associated with biodiversity changes. Second, we tested the impact of biodiversity change in a natural environment in a case study using Pacific oyster and Manila clam (introduced species) farming (Chapter 3).

A multiple approach (Chapter 1) has been used to better understand the role that each of three macrofaunal species and meiofauna play in controlling ecosystem functions. We simultaneously considered the functional traits of each species, their interactions and their effects on different functions. The results underline the strong effect of the polychaete *Alitta virens*, a gallery-biodiffuser, on biogeochemical fluxes. Moreover, the deposit-feeder *M. balthica* significantly modified the organic matter and bacteria content in surface sediment. *Mya arenaria* had a smaller impact on measured functions. Finally, the presence of meiofauna modified both interactions between macrofaunal species and measured functions. Our study suggests that each species representing specific functional traits can affect different functions.

The species richness and functional traits of benthic species (Chapter 2) have been used to test their effects on the microbial compartment in sediments. Results showed that the abundance, and activity and / or composition of bacteria were strongly modified in presence of *A. virens*. Indeed, this may be due to the sediment reworking (bioturbation) this polychaete is known for, which changes deep sediment properties and thereby the microbial compartment. The presence of meiofauna would also play an important role in these processes, as already observed in Chapter 1. Thus, this study emphasizes the importance of considering species specific traits, especially bioturbation mode, to predict changes in the microbial compartment.

Finally, changes in ecosystem functions following the introduction of a species in intertidal shellfish farming site have been studied (Chapter 3). This study in the natural environment could demonstrate changes in macrofaunal composition as well as organic matter and fine particle enrichment in farming sites. However, these changes had no effect on meiofauna and microbial compartments or biogeochemical fluxes when compared to reference sites, where no aquaculture took place. Therefore, species addition would not necessarily affect the measured functions, particularly if species richness is stable. This suggests that the functions of introduced species are similar to those provided by native species. Other parameters such as macrofaunal biomass and sediment Chl *a* concentration seem to be better predictors of changes in functions than species richness itself.

In conclusion, this thesis has demonstrated the high complexity associated with the biodiversity – ecosystem functioning relationship in intertidal zones, particularly if organisms of different size and trophic level are taken into account. The multiple approach has proven to be an efficient and comprehensive tool for better understanding the impact of biodiversity changes. Although further studies may be necessary to explain the involved processes in more detail, we have shown the importance of considering the functional traits of species and other community properties (e.g. biomass) to explain functions. Therefore, functional diversity rather than species richness may be a good predictor for future changes in ecosystem functioning.

Keywords :

Biodiversity, ecosystem functioning, benthos, macrofauna, meiofauna, bacteria, shellfish farming, biogeochemical fluxes, trophic / non-trophic interactions

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	IX
RÉSUMÉ.....	XIII
ABSTRACT	XV
TABLE DES MATIÈRES	XVII
LISTE DES TABLEAUX	XXI
LISTE DES FIGURES.....	XXV
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
GÉNÉRALITÉS ET CONCEPTS RELIÉS À LA BIODIVERSITÉ.....	1
La biodiversité	1
Traits spécifiques des espèces.....	3
Liens entre les espèces.....	4
Les changements de biodiversité.....	6
Les hypothèses majeures sur la relation biodiversité-fonction	9
ÉTAT DES CONNAISSANCES GÉNÉRALES EN ZONE INTERTIDALE.....	11
Le benthos en substrat meuble.....	12
La communauté à <i>Macoma balthica</i>	19
Cas de la conchyliculture de la palourde japonaise et de l’huitre pacifique	22
OBJECTIF GÉNÉRAL DU PROJET.....	25
OBJECTIFS SPÉCIFIQUES	27
Premier objectif de recherche	27
Deuxième objectif de recherche	29

Troisième objectif de recherche.....	30
CHAPITRE 1 UNE APPROCHE MULTIPLE POUR MIEUX COMPRENDRE LES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ET LEURS IMPACTS SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ÉCOSYSTÈME	31
RÉSUMÉ	31
ABSTRACT.....	33
INTRODUCTION.....	35
METHODS	39
RESULTS	48
DISCUSSION	54
CONCLUSION	61
CHAPITRE 2 RÔLE DE LA BIODIVERSITÉ ET DES TRAITS SPÉCIFIQUES DES ESPÈCES BENTHIQUES SUR LE COMPARTIMENT MICROBIEN	63
RÉSUMÉ	63
ABSTRACT.....	65
INTRODUCTION.....	67
METHODS	69
RESULTS	75
DISCUSSION	83
CONCLUSION	87
CHAPITRE 3 LA CONCHYLICULTURE EN ZONE INTERTIDALE ET SON INFLUENCE SUR LES FLUX BIOGÉOCHIMIQUES.....	89
RÉSUMÉ	89
ABSTRACT.....	91
INTRODUCTION.....	92
METHODS	94

RESULTS	98
DISCUSSION	112
CONCLUSION	116
CONCLUSION GÉNÉRALE	117
CONTRIBUTION DE L'ÉTUDE	117
PERSPECTIVES.....	124
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	129

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE I

Table I. 1: Traits of the functionally different species used in this experiment. Burrowing depth and size where those measured in microcosms, feeding and bioturbation modes were extracted from literature.38

Table I. 2: Results of factorial ANOVAs (meiofaunal abundances). Factorial ANOVAs testing the effects of macrofaunal species richness (Ri), assemblage (nested in richness) (Ass(Ri)), meiofaunal treatments (Me) and their interactions on abundance of nematodes, copepods, nauplii and foraminifera abundances in sediments. Data^(a) were log transformed.40

Table I. 3: Number of each organism and total (theoretical) biovolume per assemblage. X: control, Ma: *Mya arenaria* (biovol: ~1.6 mL each), Mb: *Macoma balthica* (biovol: ~0.4 mL each), Av: *Alitta virens* (biovol: ~0.8 mL each).43

Table I. 4: Results of factorial ANOVAs (biogeochemical fluxes, OM content and bacterial abundances). Factorial ANOVAs testing the effects of species richness, treatment (nested in richness), meiofauna and their interactions for O₂, NH₄⁺, NO_x⁻, PO₄³⁻ and Si(OH)₄ fluxes across the water sediment interface, organic matter (OM) content and bacterial abundances from surface (0-0.5 cm), subsurface (0.5-5 cm) and deep (5-2 cm) sediments. Data were (a) Square and (b) Square root transformed.49

Table I. 5: Comparison of predicted and observed performance. Results of Snedecor-Fisher tests comparing observed (obs) to predicted (pred) performance for all combinations of species in presence (with) or not (without) of the meiofauna mixture. A: *Mya arenaria*, B: *Macoma balthica*, C: *Alitta virens*. Data^(a) were log transformed.52

CHAPITRE 2

Table II. 1: Biovolume, partial and total abundance, species richness, biomass and estimated advection coefficient¹ for each treatment (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). ¹Data values were estimated from Michaud (2006). 71

Table II. 2: Results of factorial ANOVAs testing the effects of species richness (4 levels: 0, 1, 2, 3 macrofaunal species), treatment (nested in richness) (8 levels: X, A, B, C, AB, AC, BC, ABC), meiofauna (2 levels: with and without), depth (8 levels: 0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm) and their interactions for bacterial abundance and % high nucleic acid (%HNA)..... 78

Table II. 3: Results of factorial ANOVA testing the effect of observed (obs) vs predicted (pred) performance and depth for all combinations of species in presence or absence of the meiofauna mixture. A: *Mya arenaria*, B: *Macoma balthica*, C: *Alitta virens*. Data were ^(a) inverse or ^(b) square transformed..... 81

Table II. 4: Results of multiple regressions (forward stepwise procedure) testing the effect of macrofaunal abundance, species richness, biomass and advection on bacterial abundance and %High Nucleic Acid along different depths of sediments. ^(a) Data were log transformed. ¹Data values of advection were estimated from Michaud (2006). Beta = partial coefficient..... 82

CHAPITRE 3

Table III. 1: Results of hierarchical ANOVAs on sediment characteristics testing the effect of treatment and site within treatments on organic matter, Chlorophyll *a*, total meiofaunal abundance, bacterial abundance, and % High Nucleic Acid content of bacteria. 101

Table III. 2: Results of simple linear regressions. Predictors and dependant variables used were macrofaunal biomass (biomass), macrofaunal specific richness (richness), meiofaunal abundance (meiofauna), nauplii and copepod abundance, % high nucleic acid

content in bacteria (%HNA), PO_4^{3-} fluxes, Chlorophyll *a* (Chl *a*) from surface sediment (surf.) or mean within the top 6 cm layer (6 cm), and organic matter (OM).....103

Table III. 3: Mean values of macrofaunal species richness (Rich.), abundance (Abund.) and biomass following 3 treatments (reference sites, oyster and manila clam culture). The 2 dominant groups (bivalves and polychaeta), and more specifically the species of main interest for this study, were presented. All other taxa were grouped under the name “Others”. Richness was calculated from all 9 sampled cores of each treatment, whereas abundance and biomass were adjusted to surface area (m^2)......106

Table III. 4: Results of nested ANOVAs testing the effect of treatment and site within treatments on macrofaunal characteristics (abundance, specific richness and biomass)....109

Table III. 5: Results of hierarchical ANOVAs on biogeochemical fluxes testing the effect of treatment and site within treatments on O_2 , NH_4^+ , NO_x^- and PO_4^{3-} fluxes.....110

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION

Figure 1 : Représentation graphique des 5 hypothèses expliquant la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (tirée de Naeem et al. 2009). Vert : redondance des espèces, Noir : singularité des espèces, Orange : singularité avec introduction d'espèces invasives, Bleu : espèces clés, Rouge : idiosyncrasie..... 10

Figure 2 : Distribution verticale des réactions biogéochimiques (simplifiées) associées à la dégradation de la matière organique dans les sédiments (modifié d'après McKindsey et al. 2011)..... 13

Figure 3 : Schéma représentant les 4 types principaux de bioturbation par la faune benthique : (A) biodiffuseur, (B) convoyeurs vers le haut, (C) convoyeurs vers le bas et (D) régénérateurs (modifié de François et al. 1997 et Kristensen et al. 2012). Les flèches brunes indiquent un transport passif et les noires, un transport actif. L'épaisseur des flèches reflète l'intensité du déplacement. 16

Figure 4 : Zonation des accepteurs d'électrons dans les sédiments dans différentes conditions : (A) classique, (B) autour d'un terrier ventilé et (C) autour de pelotes fécales (tirée de Aller, 1982)..... 17

Figure 5 : Mode de nutrition, de bioturbation et profondeur d'enfouissement des principales espèces trouvées dans la zone intertidale du Saint-Laurent. 21

Figure 6: Schéma conceptuel présentant les 3 objectifs de recherche de cette thèse. L'objectif 1 (bleu) s'intéresse à l'identité des espèces en considérant à la fois les traits fonctionnels des espèces, leurs interactions et leurs effets sur plusieurs fonctions. L'objectif 2 (rouge) teste si l'identité des espèces (décrit dans l'objectif 1) et/ou la richesse spécifique sont des bons prédicteurs des fonctions mesurées. Cela permet une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents pour expliquer les changements des fonctions suivant la biodiversité. Finalement, l'objectif 3 (vert) utilise à la fois les objectifs 1 et 2 pour comprendre les effets de la conchyliculture, qui entraîne des changements dans la biodiversité, sur les fonctions de l'écosystème intertidal..... 28

CHAPITRE 1

Figure 1. 1: Sediment characteristics (OM content, meiofaunal and bacterial abundances). Mean (\pm SE) abundances of each taxon of meiofauna: (A) nematodes, (B) foraminifera, (C) nauplii and (D) copepods, and sediment content of (E) organic matter and bacterial abundances in (F) surface (0- 0.5 cm), (G) subsurface (0.5-5 cm), and (H) deep (5-12 cm) sediments among assemblages (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). Controls were excluded from statistical analyses. Significant differences ($P < 0.05$) among groups are indicated by different letters. “* Meiofauna” indicates a significant effect of the presence of the meiofauna mixture. 42

Figure 1. 2: Schematic of a microcosm closed by a tight lid on top allowing water sampling. 45

Figure 1. 3: Biogeochemical fluxes across the sediment-water interface. Mean (\pm SE) fluxes of (A) O_2 , (B) NH_4^+ , (C) NO_x^- , (D) PO_4^{3-} and (E) $Si(OH)_4$ across the sediment-water interface for 8 assemblages (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). Controls were excluded from statistical analyses. Significant differences ($P < 0.05$) among groups are indicated by different letters. “* Meiofauna” indicates a significant effect of the addition of the meiofauna mixture. 50

Figure I. 4: Estimation of interactions between macrofaunal species. Predicted and observed mean (\pm SE) fluxes of (A) O_2 , (B) NH_4^+ , (C) NO_x^- , (D) PO_4^{3-} and (E) $Si(OH)_4$ across the sediment-water interface for each combination (AB, AC, BC and ABC) of macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). “+” and “-” indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture. * indicates a significant difference ($P < 0.05$) between predicted and observed values. Circles represent outlier values.51

Figure I. 5: Synthesis of the main significant interactions observed between fauna and measured processes. Macrofauna was composed of *Alitta virens*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria*; meiofauna was divided into 4 taxa: nematodes, foraminifera, copepods and nauplii and bacterial abundance was measured in surface (0-0.5 cm), subsurface (0.5-5 cm) and deep sediment (5-12 cm). Fluxes of O_2 , NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} and $Si(OH)_4$ were measured across the sediment-water interface. Arrows represents a positive (solid arrow) or negative (dotted arrow) relationship between the two related components.58

CHAPITRE 2

Figure II. 1: Depth profiles of bacterial abundances (means \pm SE) for 7 treatments of 1 to 3 macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*, A+B, A+C, B+C and A+B+C). “+” and “-” indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture in treatments. Predicted values were calculated from observed bacterial abundances measured in monoculture.76

Figure II. 2: Depth profiles of % high nucleic acid (means \pm SE) for 7 treatments of 1 to 3 macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*, A+B, A+C, B+C and A+B+C). “+” and “-” indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture in treatments. Predicted values were calculated from observed % high nucleic acid measured in monoculture.77

Figure II. 3: Figure showing the significant interactions (Fisher LSD post-hoc test) between treatment (nested in richness) (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma*

balthica, *C. = Alitta virens*) and depth (0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm) issued from the factorial ANOVA on % high nucleic acid (Table II. 2). Crosses indicate a significant interaction between depths and treatments. Data in presence and absence of meiofauna are presented. Grey zones show a tendency to significant interaction. 80

CHAPITRE 3

Figure III. 1: Location of reference sites ($R_{1,2,3}$), oysters farms ($O_{1,2,3}$) and Manila clam farms ($M_{1,2,3}$) on Vancouver and Denman Islands intertidal zones (British Columbia, Canada). At each site, 3 replicates of sediment and incubation core were taken. 95

Figure III. 2: Diagram illustrating sediment size-class particle composition for each sample. The 3 treatments represented were (Δ) reference sites, (\blacktriangledown) oyster culture sites and (\circ) Manila clam culture sites. Gravel (> 2 mm), coarse sand (> 0.25 mm) and fine sand (< 0.25 mm). 99

Figure III. 3: Mean organic matter content (\pm SE) for each treatment: (R) reference sites, (O) oysters culture sites and (M) manila clam culture sites. Different letters indicate significant difference between treatments. Dots represent extreme values included in analyses. 100

Figure III. 4: Mean (\pm SE) values of (A) Chlorophyll *a*, (B) total meiofaunal abundance, (C) bacterial abundance and (D) % High Nucleic Acid content of bacteria (%HNA) among treatments: ($R_{1,2,3}$) reference sites, ($O_{1,2,3}$) oyster culture sites, and ($M_{1,2,3}$) Manila clam culture sites. Chlorophyll *a*, bacterial abundance and %HNA were calculated from the mean of values in the top 6 cm-thick sediment layers. Different letters indicate significant difference between treatments. 102

Figure III. 5: Non-metric dimensional scaling based on presence / absence of species illustrating macrofaunal assemblage (including Manila clams and oysters). The 3 treatments represented were (Δ) reference sites, (\blacktriangledown) oyster culture sites, and (\circ) Manila clam culture sites. 107

Figure III. 6: Mean (\pm SE) values per sampled cores of macrofaunal (A) abundance, (B) biomass, and (C) specific richness among treatments: (R_{1,2,3}) reference sites, (O_{1,2,3}) oysters culture sites, and (M_{1,2,3}) Manila clam culture sites. Different letters indicate significant difference between treatments. 108

Figure III. 7: Mean (\pm SE) fluxes of (A) O₂, (B) NH₄⁺, (C) NO_x⁻ and (D) PO₄³⁻ across the sediment-water interface for the 3 treatments (R_{1,2,3}) reference sites, (O_{1,2,3}) oysters culture sites, and (M_{1,2,3}) Manila clam culture sites..... 111

CONCLUSION

Figure C. 1 : Schéma conceptuel présentant les conclusions principales des 3 objectifs de recherche de cette thèse. En bleu : les conclusions de l'objectif 1, en rouge : les conclusions de l'objectif 2 et en vert : les conclusions de l'objectif 3. 123

XXX

INTRODUCTION GÉNÉRALE

GÉNÉRALITÉS ET CONCEPTS RELIÉS À LA BIODIVERSITÉ

LA BIODIVERSITÉ

La biodiversité rend de multiples services à l'humanité en lui fournissant une source variée de nourriture, de médicaments et de matériaux. Elle contribue également indirectement à de nombreux autres besoins tels que les éléments essentiels à notre survie que sont le carbone, l'azote, le phosphore, l'oxygène et beaucoup d'autres. Cette biodiversité est cependant modifiée par plusieurs facteurs d'origine naturelle et/ou anthropique (Gaston & Spicer, 2004). L'exploitation directe des ressources naturelles par la chasse, la pêche et les coupes forestières a contribué à la réduction rapide des stocks et parfois même à la disparition complète de certaines espèces (Worm et al., 2006). Les modifications de l'environnement associées aux changements climatiques, la dégradation, l'exploitation de la composante abiotique, la fragmentation ou la perte des habitats ainsi que l'introduction volontaire ou non d'espèces invasives ont également fortement contribué à des changements de biodiversité. Face à ce constat, la biodiversité et la santé de l'environnement sont devenues des sujets d'importance dans tous les domaines (public, politique, économique, touristique...) (Gaston & Spicer, 2004), suscitant une attention croissante de la part des scientifiques depuis les dernières décennies.

Par définition, la *biodiversité* représente la « variété de la vie » à tous les niveaux hiérarchiques, que ce soit par la diversité des gènes, des espèces, des groupes fonctionnels

ou des écosystèmes (Stachowicz et al., 2007). Si de nombreux travaux ont été menés pour mieux comprendre l'importance de la diversité biologique pour le fonctionnement global des écosystèmes, très peu se sont concentrés sur les environnements aquatiques. En effet, les premières études portaient essentiellement sur l'environnement terrestre et ont ainsi permis de mettre en évidence des effets directs d'un changement de la biodiversité sur la physique, la biogéochimie et les processus biologiques (respiration, flux géochimiques, rétention d'eau, etc.) des différents environnements étudiés (Hooper et al., 2005; Loreau, 2001; Loreau et al., 2002b). En milieu marin, les études portant sur la biodiversité ont consisté pendant de nombreuses années à l'identification des espèces présentes et à la mise en évidence d'espèces invasives. Ce n'est qu'au cours des quinze dernières années que les chercheurs se sont penchés plus particulièrement sur les modifications du fonctionnement des écosystèmes en relation avec les changements de biodiversité (Giller et al., 2004; O'Connor & Crowe, 2005).

D'après la définition de Hooper et al. (2005), « le *fonctionnement de l'écosystème* comprend une variété de phénomènes incluant les propriétés de l'écosystème, les biens et les services. Les *propriétés*, ou *fonctions*, désignent à la fois la taille des compartiments, comme des quantités de matières (ex : carbone organique ou matière organique), et les taux de processus (ex : flux de matière et énergie entre les compartiments). Les *biens* de l'écosystème sont quant à eux les propriétés qui ont un impact direct sur la valeur marchande, telle que les matériaux de construction, les médicaments, les plantes et animaux domestiques. Finalement, les *services* de l'écosystème sont les propriétés qui bénéficient directement ou indirectement aux êtres humains, comme les cycles hydrologiques et des nutriments, la pollinisation, la genèse des sols, etc.... Les biens et les services de l'écosystème réfèrent donc aux fonctions qui ont une utilité pour l'humanité ».

TRAITS SPÉCIFIQUES DES ESPÈCES

Pour comprendre comment les changements dans la richesse (biodiversité) et la composition (identité) spécifique influencent les propriétés de l'écosystème, il est nécessaire de connaître les *traits fonctionnels* des espèces en jeu, c'est-à-dire de connaître comment les espèces influencent les propriétés de l'écosystème ou la réponse des espèces à des conditions environnementales (Hooper et al., 2005). Lorsque les espèces sont regroupées suivant les mêmes traits, alors on parle de *type ou groupe fonctionnel*, ce qui signifie que toutes les espèces appartenant à un même groupe fonctionnel auront un effet similaire sur un processus spécifique de l'écosystème (Gitay & Noble, 1997). La *biodiversité fonctionnelle* représente donc la diversité des groupes fonctionnels d'une communauté (Hooper et al., 2005).

Une espèce appartenant à un groupe fonctionnel donné peut remplir différentes fonctions suivant son sexe, son cycle de vie et les conditions dans l'écosystème. Ainsi, chaque individu d'une même espèce peut différer en comportement, en taille, en mode de nutrition et en préférence d'habitat, et donc avoir une action différente sur les processus prenant place dans l'écosystème (Hooper et al., 2002). Solan (2000) a ainsi montré que le polychète *Nereis diversicolor* changeait de comportement alimentaire, et donc d'activité, suivant les conditions environnementales (courants, marées, etc.). Lors d'un comportement d'alimentation dépositif, *N. diversicolor* remanie fortement les sédiments, ce qui n'est pas le cas lorsqu'il se comporte comme un suspensivore. Des changements de mode alimentaire ont également été constatés chez le bivalve *Macoma balthica* suivant les conditions environnementales (Ólafsson, 1986). L'appartenance d'une espèce à un groupe fonctionnel donné dépend des conditions environnementales auxquelles cette espèce est confrontée. Une espèce peut donc appartenir à plusieurs groupes fonctionnels suivant les facteurs environnementaux.

La classification fonctionnelle a deux buts principaux. Le premier est de servir à comprendre l'effet des espèces sur le fonctionnement de l'écosystème; on parle alors de

groupes « réponse fonctionnelle ». Le second aide à déterminer la réponse des espèces à des changements de l'environnement (tels que les perturbations, la disponibilité des ressources ou les changements dans le climat). Ce groupe est alors défini comme groupe « effet fonctionnel » (Walker et al., 1999). Souvent, les études considèrent uniquement les groupes « effet fonctionnel » alors que Hooper et al. (2002) suggèrent de prendre en compte les deux perspectives pour mieux comprendre les effets des modifications de la biodiversité sur les propriétés de l'écosystème.

LIENS ENTRE LES ESPÈCES

Les fonctions ne sont pas les seuls liens qui existent entre les espèces et qui sont utiles pour expliquer les effets d'une modification de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème. Les interactions trophiques et non-trophiques sont également très importantes pour comprendre ces modifications.

Interactions trophiques

Une modification de la biodiversité peut engendrer des changements parfois majeurs des interactions trophiques. En milieu terrestre, ces interactions entre espèces ne sont que très rarement étudiées puisqu'elles sont complexes et nécessitent une approche à long terme (Petchey et al., 2002). Certains chercheurs ont cependant tenté de caractériser les interactions entre les différents niveaux trophiques dans l'environnement marin. Ainsi, Raffaelli (2006) a montré que la complexité du réseau trophique est très importante à considérer pour comprendre l'effet du retrait ou de l'ajout d'une espèce dans le système. Dans son étude, il est montré qu'une augmentation de la diversité de la macrofaune benthique peut entraîner une augmentation de la concentration en ammonium relargué dans l'environnement. Cet ammonium est alors utilisé comme source d'azote par les macroalgues benthiques qui augmentent leur taux de croissance. Cependant, cette croissance des macroalgues change la chimie des sédiments et diminue la biodiversité de la macrofaune. De plus, les macroalgues affectent les prédateurs de la macrofaune, tels que les

poissons ou les oiseaux, qui changent de lieu de prédation si le couvert d'algues est trop élevé. Le fait d'avoir plusieurs niveaux trophiques dans le réseau alimentaire complexifie la relation biodiversité-fonctionnement de l'écosystème et la rend non linéaire (Thébault & Loreau, 2006), mais les observations sont plus réalistes puisqu'elles considèrent toutes les relations entre les espèces (Gamfeldt et al., 2008). Les changements de la structure trophique peuvent entraîner de nombreuses modifications du fonctionnement de l'écosystème engendrant des cascades trophiques, un effet de déstabilisation des niveaux non-trophiques, des pertes ou additions d'espèces clés (Bengtsson, 1998; Thébault et al., 2007). Il est donc important de prendre en compte les différents niveaux trophiques et de ne pas se limiter à un seul afin d'avoir une vision globale sur les changements engendrés par une modification de la biodiversité.

Interactions non-trophiques

Les interactions non-trophiques entre les espèces sont aussi importantes à examiner pour comprendre les impacts d'un changement de biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème (Goudard & Loreau, 2008). En effet, ces interactions non-trophiques, telles que la facilitation (rétention d'eau, réduction du stress physique comme la température et l'évaporation, modification du substrat, etc.) ou la compétition (pour la nourriture, l'espace, etc.), peuvent avoir un rôle prépondérant pour le fonctionnement général de l'écosystème, puisqu'elles modifient les conditions environnementales pour les autres espèces, et sont nécessaires à la survie des espèces (Goudard & Loreau, 2008). Les organismes définis comme « ingénieurs des écosystèmes » sont des acteurs très importants puisqu'ils peuvent modifier leur environnement physique, ce qui engendre de nombreuses interactions non-trophiques entre les espèces (Jones et al., 1994; Largaespada et al., 2012). Les liens entre les espèces, et spécialement les interactions non-trophiques, doivent donc être prises en compte pour mieux comprendre et prédire les conséquences écologiques d'une modification de la biodiversité (Coleman & Williams, 2002; Goudard & Loreau, 2008; Vasas & Jordán, 2006).

LES CHANGEMENTS DE BIODIVERSITÉ

Performances et productivité

Les interactions entre les espèces, trophiques et/ou non-trophiques, contribuent à modifier les effets d'un changement de biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème (Cardinale et al., 2009; Goudard & Loreau, 2008). Lorsque plusieurs espèces d'une communauté mises ensemble sont plus performantes que ce qui est prévu d'après les mesures faites en monoculture, on parle de *complémentarité*. Par exemple, plus les activités de remaniement sédimentaire (bioturbation) sont diverses (diversité fonctionnelle) avec les différentes espèces composant un assemblage, plus il y a une chance de voir une complémentarité (Emmerson & Raffaelli, 2000). Par contre, certaines espèces possédant un trait particulier ou très performantes en monoculture peuvent dominer les communautés mixtes, contribuant ainsi à améliorer ou au contraire à détériorer les processus de l'écosystème (selon que l'espèce dominante est plus ou moins performante) (Loreau, 2008). On parle dans ce cas de *sélection*.

En milieu terrestre, tout comme en milieu marin (Witman et al., 2008), la productivité est très souvent utilisée pour déterminer les effets des changements de la biodiversité sur l'écosystème. Toutefois, cet outil a été remis en cause par Aarssen (1997) qui a émis d'autres hypothèses pour expliquer l'augmentation de la productivité en relation avec la biodiversité. Ainsi, deux modèles expliquant les effets de la biodiversité sur la productivité sont apparus :

- le modèle « différenciation de niche et facilitation » qui veut que la productivité et l'utilisation de nutriments soient plus élevées quand il y a une grande diversité en raison des interactions entre les espèces (Lehman & Tilman, 2000; Loreau, 1998a; Loreau, 1998b; Tilman, 1999; Tilman et al., 1997b).

- le modèle « effet d'un simple échantillonnage » qui soutient que l'augmentation de la productivité et de l'utilisation des nutriments est liée à la dominance d'une espèce

particulière. Cette même espèce aurait pu ne pas rester dominante si l'expérience s'était déroulée sur une plus longue période de temps (Aarssen, 1997). La relation entre la diversité, la productivité et l'utilisation de nutriments présentée par Tilman (1996) pourrait alors être un artéfact.

Afin de mettre un terme à cette controverse, Tilman et al. (2002) ont refait des expériences plus poussées en allongeant le temps des expériences à 7 ans et ont montré que leurs résultats tendaient en faveur du modèle de différenciation de niche puisque l'augmentation de la productivité de leurs parcelles de terre était due à certaines combinaisons d'espèces de plantes avec des groupes fonctionnels différents. Ainsi, ils concluent que le nombre d'espèces ainsi que la composition fonctionnelle sont l'un des déterminants majeurs (avec les perturbations, le climat et la fertilité des sols) de la productivité et de la dynamique des nutriments dans les écosystèmes terrestres. Dans la même veine, plusieurs expériences sur des plantes terrestres ont montré qu'une diminution de la richesse spécifique pourrait entraîner une plus faible utilisation de l'ensemble des ressources et donc diminuer la production totale de biomasse dans le système (Loreau, 1998a; Naeem et al., 1994; Tilman et al., 1996; 1997a). La même tendance semble être applicable en milieu marin, surtout avec le phytoplancton qui utilise les opportunités de niche différemment, entraînant une plus grande utilisation de la ressource totale disponible dans les écosystèmes pélagiques marins (Cardinale, 2011; Duffy & Stachowicz, 2006; Proulx et al., 2012). Le milieu marin est cependant beaucoup moins étudié en ce qui a trait aux changements de biodiversité et à leurs effets sur les fonctions de l'écosystème.

Spécificité de l'environnement marin

L'environnement marin possède certaines particularités propres qui le démarquent du milieu terrestre. Il est tout d'abord le siège d'un des processus les plus importants globalement, le cycle des nutriments (Emmerson & Huxham, 2002; Ieno et al., 2006). Il abrite également le mode de nutrition suspensivore, qui constitue une grande différence par rapport au milieu terrestre. En effet, ce mode alimentaire est absent en milieu terrestre alors

qu'il est courant en milieu marin (Emmerson & Huxham, 2002). De plus, les animaux filtreurs sont capables d'avoir un impact très important sur le milieu qui les entoure puisque certains d'entre eux peuvent filtrer d'énormes volumes d'eau et donc d'avoir un rôle dans son contenu en phytoplancton et autres particules en suspension et sur la clarté de l'eau (Cloern, 1982). Ils peuvent également complètement modifier la biodiversité planctonique grâce à des processus de sélection de la taille ou de l'espèce (Prins et al., 1997). Le fait que les milieux marin et terrestre présentent des différences au niveau de leur fonctionnement (ex : présence de suspensivores) peut donc laisser penser que les processus s'y produisant ne sont pas exactement de même nature (ex : modification du cycle des nutriments).

Biodiversité ou traits spécifiques des espèces?

Rares sont les études qui ont été mises en œuvre pour déterminer les conséquences d'un changement de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes marins (Duffy & Stachowicz, 2006; Emmerson et al., 2001; O'Connor & Crowe, 2005; Stachowicz et al., 1999). Le plus souvent, les études en milieu marin portent sur la perte de biodiversité en relation avec la perte d'habitat et ne traitent donc pas uniquement de la perte de biodiversité, ce qui complique les interprétations que l'on peut en faire. Emmerson et Huxham (2002) ont utilisé une quinzaine d'études portant sur des mesures des flux d'ammonium émis par les sédiments et les ont comparés en fonction du nombre d'espèces présentes. La production d'ammonium provenant du sédiment semble augmenter lorsque la richesse spécifique augmente (de 0 à 35 espèces dans ces études). Cependant, d'autres facteurs tels que la température, la biomasse, l'abondance, la taille des particules sédimentaires ainsi que les parties organiques des sédiments sont à prendre en compte (Emmerson & Huxham, 2002). Ieno et al. (2006) ont aussi montré que l'augmentation de la diversité des espèces benthiques stimulait la régénération de nutriments. Cependant, chaque espèce semble contribuer de façon différente à ce processus puisque les espèces présentant un fort taux de remaniement sédimentaire avaient un effet plus important sur le relargage de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau. Dans d'autres études, la manipulation de la diversité et de la composition en espèces benthiques a montré que les différences observées

au niveau des fonctions étaient principalement attribuables aux traits spécifiques des espèces (Karlson et al., 2010; Norling et al., 2007). O'Connor et Crowe (2005) ont même conclu de leur étude que les différentes espèces étudiées avaient des rôles idiosyncrasiques, c'est-à-dire que leur effet peut difficilement être prédit.

LES HYPOTHÈSES MAJEURES SUR LA RELATION BIODIVERSITÉ-FONCTION

Toutes les études menées jusqu'à présent, et principalement en milieu terrestre, ont permis d'énoncer plus d'une cinquantaine d'hypothèses, dont 5 principales semblent pouvoir expliquer la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (Naeem, 2002; Naeem et al., 2009) (Fig. 1) :

- les espèces sont principalement redondantes. Cela signifie que lors d'une perte de biodiversité, les autres espèces restantes compensent pour la perte de fonction engendrée et inversement, l'augmentation de la diversité n'apporte rien de plus au système.
- les espèces sont principalement singulières. Ainsi, la perte ou l'ajout d'une espèce contribue de façon significative à un changement du fonctionnement de l'écosystème.
- les espèces contribuent de façon similaire (singularité) au fonctionnement jusqu'à l'introduction d'espèces exotiques qui diminuent le fonctionnement (en raison par exemple de la compétition).
- le fonctionnement subit un déclin drastique lorsque la diversité baisse sous le niveau naturel, principalement en raison de la perte d'espèces clés.
- les impacts des espèces sur le fonctionnement de l'écosystème sont dépendants du contexte et donc idiosyncrasiques ou imprédictibles. Il est impossible de prédire quelle espèce va entraîner un changement important du fonctionnement de l'écosystème puisque chaque espèce joue un rôle complexe et différent qui varie en fonction des conditions sous lesquelles l'extinction ou l'addition d'espèces se produit (composition de la communauté, fertilité du site...).

Ces cinq hypothèses principales restent encore à être explorées afin de déterminer si l'une d'entre elles pourrait permettre de mieux expliquer ou prédire les phénomènes se produisant en milieu marin. Cependant, elles ne sont que des modèles simplifiés de la réalité, puisque la biodiversité fait partie d'un ensemble beaucoup plus complexe (Naeem et al., 2009).

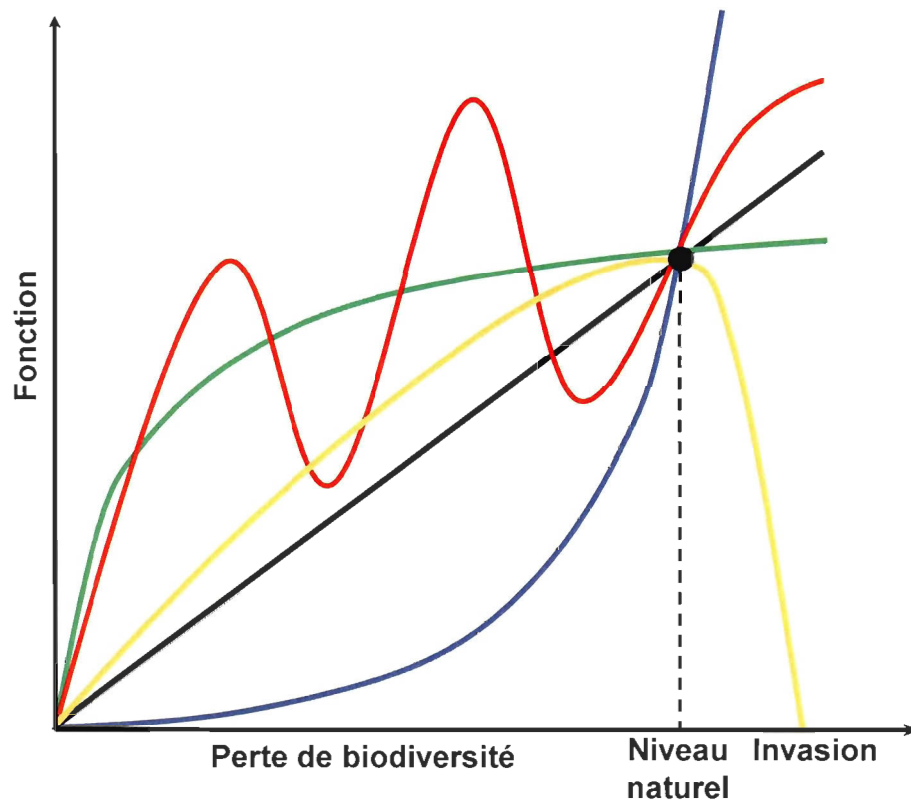


Figure 1 : Représentation graphique des 5 hypothèses expliquant la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (tirée de Naeem et al. 2009). Vert : redondance des espèces, Noir : singularité des espèces, Orange : singularité avec introduction d'espèces invasives, Bleu : espèces clés, Rouge : idiosyncrasie.

ÉTAT DES CONNAISSANCES GÉNÉRALES EN ZONE INTERTIDALE

En milieu marin, l'intertidal est une zone présentant une biodiversité assez élevée. En effet, de par sa situation géographique entre les limites supérieure et inférieure des marées, cette zone accueille une grande variété d'espèces réparties selon les quatre gradients physiques principaux façonnant cette région (Raffaelli & Hawkins, 1996) : (1) le gradient vertical ou intertidal qui représente principalement les écarts de température et de temps d'immersion auxquels les organismes doivent s'adapter ; (2) le gradient horizontal d'exposition aux vagues obligeant les organismes à se fixer ou s'enfouir de façon efficace ; (3) le gradient lié à la taille des particules et (4) le gradient de salinité. La capacité d'adaptation des espèces benthiques à chacun de ces gradients physiques explique alors leurs limites de distribution dans la zone intertidale. Ainsi, deux types de substrats sont trouvés en zone intertidale et présentent des peuplements différents. En effet, les *substrats durs* sont principalement colonisés par des algues et une faune fixée (sessile), alors que les *substrats meubles*, qui par définition ont une structure mobile, présentent surtout des espèces fouisseuses et pivotantes (Peres, 1982). Seuls les substrats meubles seront considérés dans cette thèse.

En raison de sa localisation particulière entre terre et mer, la zone intertidale est également le lieu de forts apports en nutriments et en sédiments venant de ces deux environnements et est aussi sous l'influence de l'atmosphère (Gattuso et al., 2005). Ainsi, la zone intertidale est un lieu de forte transformation de matière organique (Mathieson & Nienhuis, 1991) et est très productive. On retrouve dans ces zones une grande diversité d'autres organismes associés aux espèces benthiques avec en particulier des prédateurs supérieurs tels que les oiseaux (Jamieson et al., 2001). Cependant, cette zone très accessible est également soumise à de nombreuses modifications d'origine anthropique telles que les changements climatiques, l'exploitation récréative ou commerciale, la pollution et bien d'autres, qui contribuent à modifier la composition des espèces trouvées dans ces zones et pourraient donc changer par la même occasion le fonctionnement global de cet écosystème (Bendell-Young, 2006).

LE BENTHOS EN SUBSTRAT MEUBLE

Il n'est pas aisé de comprendre comment les changements de biodiversité associés à des perturbations de la zone intertidale peuvent modifier l'environnement marin côtier dans son ensemble. En effet, le rôle que joue chaque espèce, ainsi que leurs interactions trophiques et non-trophiques, sur le fonctionnement de l'écosystème marin reste encore mal compris. Cependant, avant de tester l'effet de ces changements, il est nécessaire d'avoir une bonne connaissance des processus, afin de mieux évaluer et prédire l'effet d'un changement sur la biodiversité benthique.

Processus biogéochimiques

Les sédiments sont un environnement actif puisque les dépôts sédimentaires sont constamment modifiés par les processus diagénétiques, aussi définis comme réactions biogéochimiques (Berner, 1980; Froelich et al., 1979). Ces processus sont générés par la décomposition de la matière organique par les micro-organismes et ont un impact, entre autres, sur le pH et le potentiel d'oxydoréduction du milieu. Cela cause des épuisements ou des accumulations de certains produits et réactants dans les fluides et la phase solide des dépôts sédimentaires (Aller, 1982). Les micro-organismes responsables de ces processus se servent de l'oxydant le plus facile à utiliser d'un point de vue énergétique afin de prendre l'énergie libérée pour oxyder la matière organique. Une succession d'oxydants de moins en moins favorables énergétiquement $O_2 > NO_3^- > MnO_2 > FeO_3 > SO_4^{2-} > CO_2$ est utilisée pour continuer cette oxydation (Fig. 2) (Aller, 1982; Froelich et al., 1979). Ainsi, de façon idéalisée, les réactions diagénétiques se succèdent de la manière suivante (Froelich et al., 1979) :

- Dans les sédiments de surface, l'oxygène (O_2) est utilisé comme oxydant principal de la matière organique. Cette zone, dans laquelle est trouvé de l'oxygène, est appelée la zone oxique. Cette décomposition entraîne la production de dioxyde de carbone (CO_2), d'ammonium (NH_4^+) (oxydés ensuite en nitrates (NO_3^-)) et des phosphates (PO_4^{3-}).

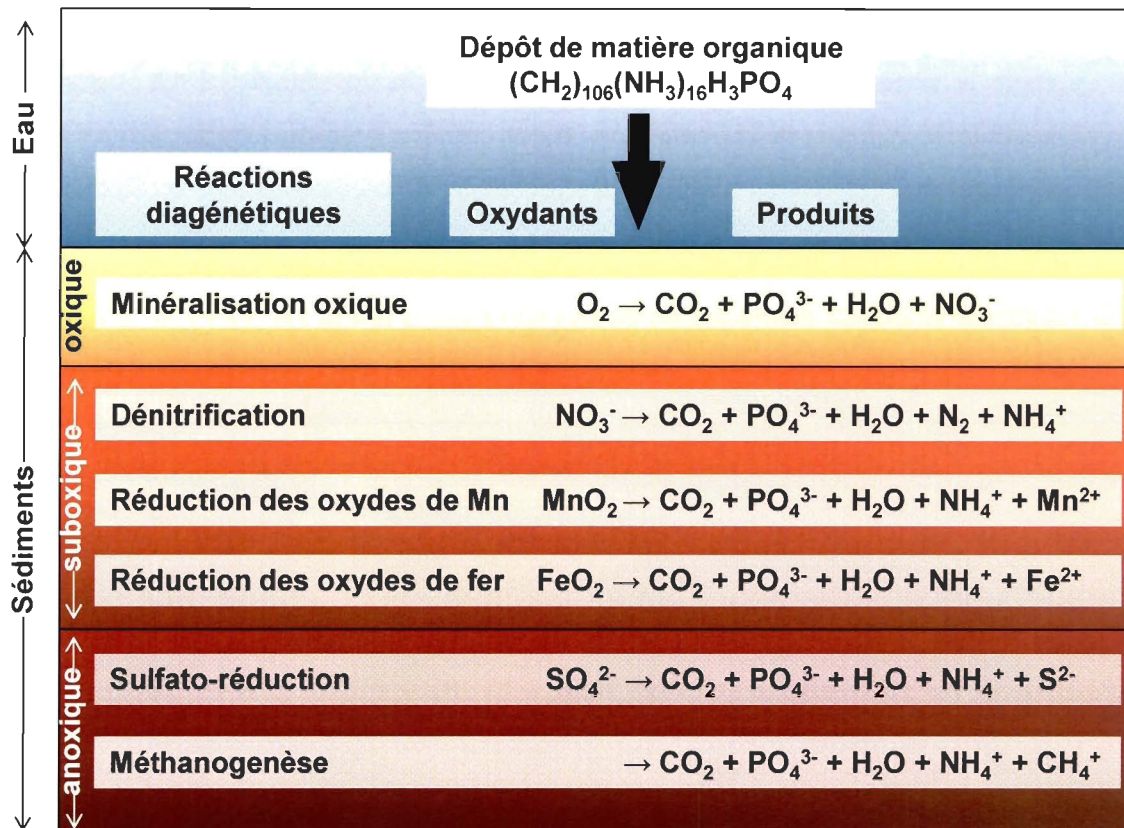


Figure 2 : Distribution verticale des réactions biogéochimiques (simplifiées) associées à la dégradation de la matière organique dans les sédiments (modifié d'après McKindsey et al. 2011)

- Un peu plus profondément, lorsque l'oxygène est épuisé, dans la zone dite suboxique, les nitrates prennent le relais comme accepteur d'électrons lors de la dégradation de la matière organique. On parle alors de processus de dénitrification. Les oxydes de manganèse (sous forme solide) (MnO_2) sont ensuite utilisés, ce qui libère du Mn^{2+} (manganèse sous forme dissoute) dans les eaux interstitielles. Finalement, les oxydes de fer (FeO_3) sont les derniers à être utilisés comme accepteurs d'électrons pour dégrader la matière organique de la zone suboxique. Cette réaction relâche du fer dissous (Fe^{2+}). Mn^{2+}

et Fe^{2+} peuvent être transportés vers la zone oxygène par l'intermédiaire des eaux interstitielles, et de nouveau être précipités par oxydation.

- Dans la zone la plus profonde, la zone anoxique, les sulfates (SO_4^{2-}) servent d'oxydants et la dégradation de la matière organique entraîne la production de sulfures (S^{2-}). Finalement, une fois cet oxydant épuisé, des processus de méthanogenèse se mettent en place, dont le produit principal est le méthane (CH_4).

Toutes ces réactions diagénétiques sont accompagnées d'une succession de différents types de bactéries en fonction de l'oxydant utilisé avec les bactéries aérobies, dénitrifiantes, sulfato-réductrices et enfin méthanogènes (Aller, 1982). Cependant, cette succession de réactions biogéochimiques est idéalisée puisqu'elle peut être fortement perturbée par la présence d'organismes benthiques par exemple, qui vont induire de la bioturbation et de la bioirrigation (Aller, 1982; Aller, 1994). Des réactions alternatives ou secondaires vont apparaître à cause de ces perturbations comme de la nitrification par les oxydes métalliques, de l'anammox, etc. (Anschutz et al., 2000; Hulth et al., 1999; Luther III et al., 1997).

Rôle des organismes benthiques

La présence d'organismes dans la colonne sédimentaire peut entraîner de la bioturbation, c'est-à-dire un remaniement physique dû aux activités de la faune qui perturbe le substrat (Kristensen et al., 2012). En effet, la plupart des organismes benthiques entraînent des mouvements des fluides et des particules qui les entourent en se nourrissant, en creusant, en construisant des tubes et en irrigant. Ces transports ont des effets directs et indirects sur la structure et la composition des sédiments ainsi que sur l'eau surnageante (Aller, 1982). Kristensen et al. (2012) ont récemment fait une revue de la littérature qui classifiait les organismes en 4 groupes fonctionnels, suivant leur influence sur le transport des particules sédimentaires :

- Les **biodiffuseurs** (Fig. 3A) ont des activités qui entraînent un mélange sédimentaire aléatoire et constant sur de courtes distances. Le transport des particules est semblable à la diffusion moléculaire. On retrouve dans cette catégorie les *biodiffuseurs de l'épifaune* qui sont situés à l'interface eau-sédiment et affectent principalement les sédiments de surface.

Ensuite, les *biodiffuseurs de surface* sont situés dans les premiers centimètres de sédiments. Et finalement, les *biodiffuseurs à galerie* sont des organismes fouisseurs qui construisent des terriers dans les sédiments de 10 à 30 cm de profondeur. Ils peuvent construire de véritables réseaux de tunnels et aussi contribuer à des déplacements verticaux de particules.

- Les *convoyeurs vers le haut* (Fig. 3B) sont des espèces enfouis verticalement dans les sédiments et dont la tête est située vers le bas. Les particules sédimentaires sont transportées activement à travers le tube digestif des organismes puis expulsés en surface.

- Les *convoyeurs vers le bas* (Fig. 3C) sont des organismes présentant un comportement inverse avec la tête vers le haut. Ils entraînent des particules de la surface vers le fond, à travers leur tube digestif.

- Les *régénérateurs* (Fig. 3D) sont des espèces excavatrices qui construisent des terriers dans les sédiments pour se protéger ou se cacher contre les prédateurs et les conditions environnementales défavorables. Ils permettent un transfert des particules sédimentaires du fond vers la surface lorsque les organismes creusent et inversement après abandon des terriers.

Ces mouvements de particules sédimentaires sont bien sûr dépendants des abondances, de la biomasse, de la taille et des activités des organismes. Ils entraînent également des modifications dans la granulométrie ainsi que dans la répartition de la matière organique dans la colonne sédimentaire (Kristensen et al., 2012).

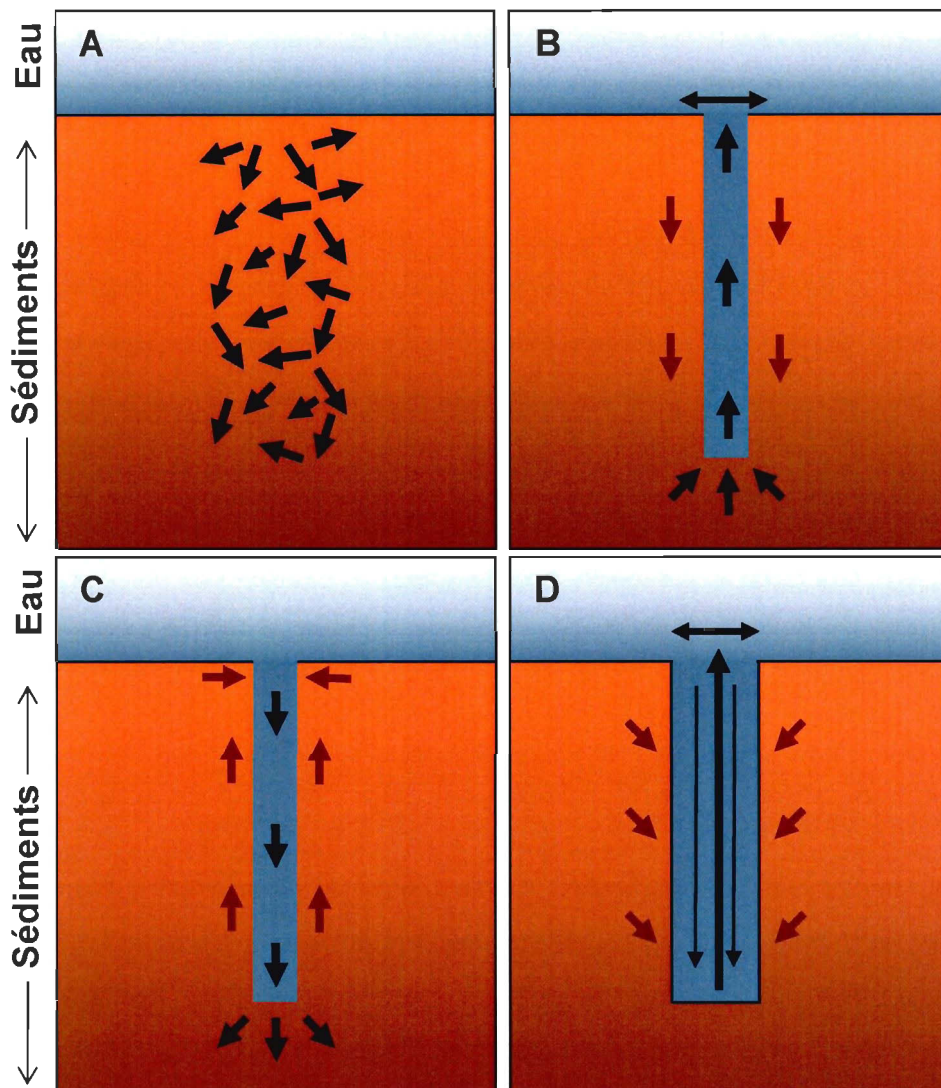


Figure 3 : Schéma représentant les 4 types principaux de bioturbation par la faune benthique : (A) biodiffuseur, (B) convoyeurs vers le haut, (C) convoyeurs vers le bas et (D) régénérateurs (modifié de François et al. 1997 et Kristensen et al. 2012). Les flèches brunes indiquent un transport passif et les noires, un transport actif. L'épaisseur des flèches reflète l'intensité du déplacement.

Les organismes benthiques entraînent non seulement des mouvements de particules, mais également des changements dans les fluides interstitiels qui peuvent avoir des conséquences importantes au niveau du benthos et même de la colonne d'eau. En effet, on peut observer une modification de la stratification biogéochimique verticale (Fig. 4) avec l'établissement de microenvironnements (Aller, 1982; Deflandre & Gagné, 2001). La ventilation des terriers par les organismes entraîne un échange rapide entre les eaux de surface et les eaux interstitielles des sédiments plus profonds, et dépend de la variabilité temporelle du comportement des organismes. De plus, cet échange d'eau crée une bioirrigation des terriers qui se traduit par une modification lente de l'eau porale et des solutés dans les sédiments entourant les terriers. Ainsi, les sédiments profonds et l'eau des terriers montrent des caractéristiques biogéochimiques différentes de celles observées généralement avec, entre autres, une oxygénation par rapport aux sédiments sans faune (Michaud et al., 2005).

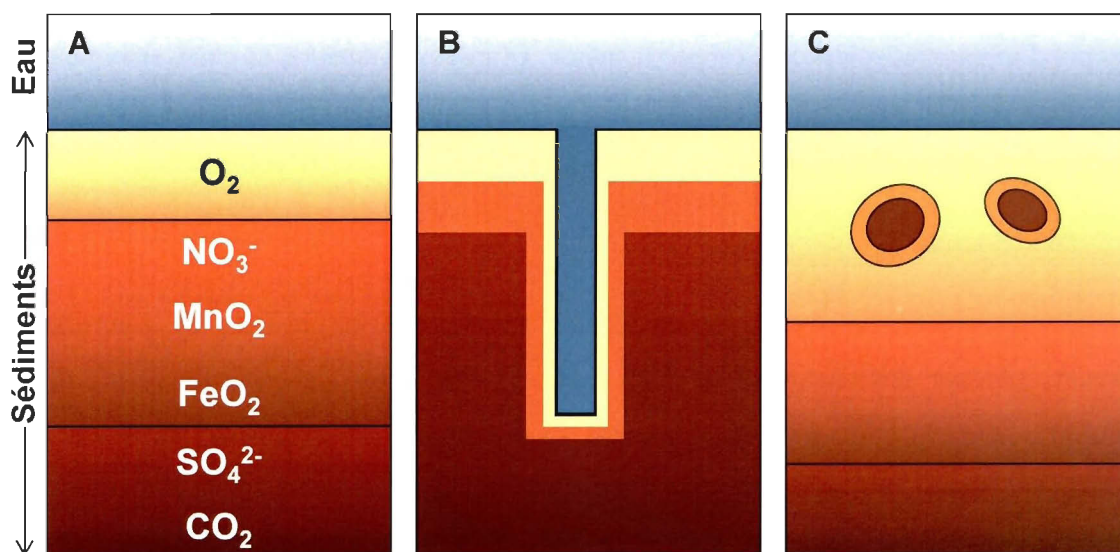


Figure 4 : Zonation des accepteurs d'électrons dans les sédiments dans différentes conditions : (A) classique, (B) autour d'un terrier ventilé et (C) autour de pelotes fécales (tirée de Aller, 1982).

Les changements de la stratification verticale des sédiments dus à la bioturbation entraînent des changements dans la composition des eaux interstitielles et par conséquent au niveau des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment. Ces changements sont augmentés par une intensification de la ventilation des terriers ainsi que par les autres activités (respiration, excrétion, etc.) des organismes benthiques (Aller, 1982). Les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment sont d'une importance capitale puisqu'ils font le lien entre la colonne sédimentaire et la colonne d'eau, contribuant en particulier à des changements dans les apports de nutriments pour les espèces qui y vivent. Par exemple, dans les sédiments de la zone intertidale, Widdicombe et Needham (2007) ont mis en évidence une augmentation de la consommation de nitrates par la colonne sédimentaire et un rejet de nitrites, d'ammonium et d'acide silicique lorsque le biodiffuseur à galerie *Alitta virens* est présent dans la colonne sédimentaire. Dans le même sens, l'étude de Biles et al. (2002) a mis en lien le taux de bioturbation avec la quantité d'ammoniac relarguée dans l'eau surnageante et a démontré que suivant le type de remaniement sédimentaire, la quantité d'ammoniac relâchée n'est pas la même. D'après ces auteurs, ce changement aurait finalement un effet sur la production primaire planctonique puisqu'il y aura une plus grande quantité d'azote disponible, élément généralement limitant pour le phytoplancton.

La méiofaune

Toutes ces modifications des sédiments associées à la présence de macrofaune peuvent entraîner des changements pour d'autres organismes, en particulier ceux de la méiofaune, dont la taille est comprise entre 63 et 500 μm . On les trouve en très grande abondance, environ 10^6 individus. m^{-2} , dans la plupart des sédiments estuariens autour du monde (Giere, 1993). Généralement, 60 à 90% de la méiofaune est composée par des nématodes et 10 à 40% par des copépodes (Coull, 1999). La méiofaune a un renouvellement rapide et est donc très productive. Bien qu'elle soit composée d'espèces appartenant à plusieurs niveaux trophiques (dépositivores, prédateurs, etc.), la méiofaune constitue un lien important entre les organismes des niveaux trophiques inférieurs qu'elle

consomme (ex : producteurs primaires, bactéries) et ceux des niveaux supérieurs qui s'en nourrissent (ex : macrofaune), participant ainsi au flux d'énergie benthique (Giere, 2009). Elle est aussi soumise aux modifications de l'environnement, avec par exemple un changement des assemblages méiofauniques lorsque les sédiments sont bioturbés et oxygénés en profondeur par la macrofaune (Tita et al., 2000). Ces organismes méiofauniques ont aussi la capacité de modifier leur environnement puisqu'ils favorisent la dégradation de la matière organique, produisent du mucus et que leurs déplacements et leurs activités engendrent, tout comme le fait la macrofaune, des remaniements des sédiments et des changements des flux biogéochimiques notables à l'interface eau-sédiment (Aller & Aller, 1992). Ce groupe d'espèces benthiques est généralement peu étudié, malgré le fait qu'il puisse être très important pour le système (Giere, 2009). Il devrait cependant faire l'objet d'une plus grande attention si l'on veut comprendre les effets des changements de la biodiversité macrofaunique sur l'écosystème benthique.

LA COMMUNAUTÉ À *MACOMA BALTHICA*

La zone intertidale de l'estuaire du Saint-Laurent est caractérisée par la présence de la communauté à *M. balthica* et a déjà été étudiée à plusieurs reprises par le passé. On y trouve une relativement faible biodiversité (comparé à certaines autres communautés intertidales), avec trois espèces macrofauniques majoritaires (Fig. 5) appartenant au groupe fonctionnel des biodiffuseurs, soit : les biodiffuseurs de surface *M. balthica* et *M. arenaria* et le biodiffuseur à galerie *A. virens*. Leurs densités respectives dans le Saint-Laurent sont de 2600 à 2900 individus.m⁻², 254 à 760 individus.m⁻² et 1100 à 1600 individus.m⁻² (Mermillod-Blondin et al., 2003) et chacune de ces espèces présente un mode alimentaire différent. *Macoma balthica* est suspensivore ou dépositivore suivant les conditions environnementales (Ólafsson, 1986), mais principalement dépositivore en conditions de laboratoire. *Macoma balthica* a deux siphons séparés, un inhalant, l'autre exhalant. Le bivalve étend partiellement ses siphons pour se nourrir en aspirant activement les particules détritiques déposées sur le sédiment par le siphons inhalant (Hummel, 1985) et rejette

directement les particules trop grosses sous forme de pseudo-fèces. Les autres particules sont digérées puis rejetées en quantité importante dans les fèces. *Mya arenaria* a deux siphons collés et est strictement suspensivore (Forster & Zettler, 2004). Elle filtre principalement des particules en suspension telles que des bactéries, du phytoplancton, du microzooplancton, de la méiofaune et des détritus. Ces particules sont sélectionnées parmi la vase en suspension. Ainsi, une grande quantité de particules à faible valeur nutritive est rejetée dans des pseudo-fèces (Gosling, 2003). Finalement, *A. virens* a un comportement omnivore (Nielsen et al., 1995) et modifie sa diète en fonction des variations des facteurs environnementaux. Il se nourrit principalement de macrofaune juvénile (crustacés, gastéropodes) et de méiofaune (nématodes, hydrozoaires, foraminifères), mais peut aussi avoir un comportement dépositif en ingérant la matière organique autour de son terrier (Caron, 2004). Il peut garder de la nourriture dans ses terriers, mais les fèces sont rejetés à la surface des sédiments. Finalement, les substrats meubles de la zone intertidale du Saint-Laurent sont aussi peuplés par un assemblage méiofaunique, dont la majorité des organismes sont des nématodes principalement dépositifs (Tita et al., 2002).

Michaud et al. (2005; 2006; 2009) ont tenté de mieux comprendre comment les 3 espèces macrofauniques dominantes contribuaient individuellement ou ensemble aux flux de nutriments et d'oxygène mesurés dans la colonne d'eau. Ils ont ainsi mis en évidence que les flux d'oxygène sont différents selon le groupe fonctionnel auquel ces espèces appartiennent et que la consommation d'O₂ de l'eau surnageante vers les sédiments est intensifié en présence du biodiffuseur à galerie *A. virens* (Michaud et al., 2005). Par contre, au sein des biodiffuseurs de surface, *M. balthica* entraîne un relargage de nitrates (nitrification) tandis que *M. arenaria* génère une consommation des nitrates (dénitrification) en raison de la profondeur d'enfouissement qui joue un rôle très important sur les flux de nitrates (Michaud et al., 2006).

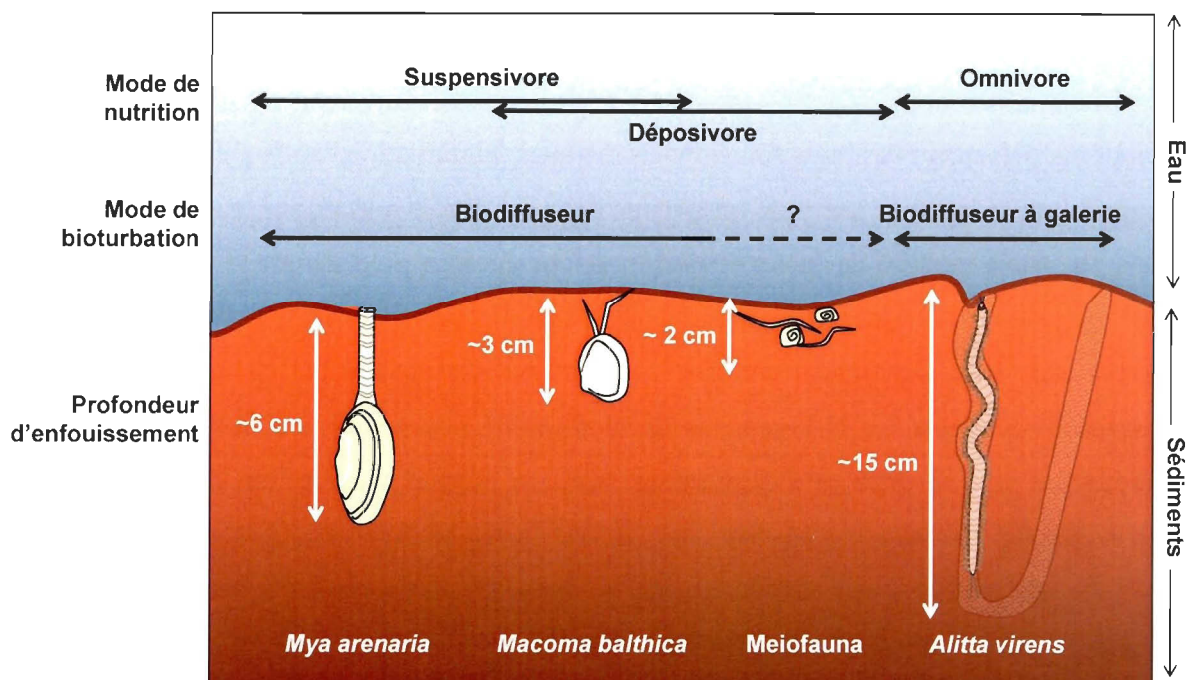


Figure 5 : Mode de nutrition, de bioturbation et profondeur d'enfouissement des principales espèces trouvées dans la zone intertidale du Saint-Laurent.

D'autre part, d'après Tita et al. (2000), la présence du ver *A. virens* influence fortement la méiofaune présente, principalement en raison d'une forte perturbation des sédiments dans les premiers centimètres supérieurs, mais aussi dans une moindre proportion à cause de la prédation. Les assemblages méiofauniques sont alors modifiés avec une augmentation de l'abondance de certains groupes et la diminution d'autres de ces groupes. La structure des assemblages de nématodes en subsurface ou en profondeur est également modifiée, plutôt en raison de la transformation des conditions redox du sédiment causée par la bioirrigation d'*A. virens* (modification des solutés) que par la prédation (Tita et al., 2000). Finalement, la présence de macrofaune dans les sédiments stimule les communautés microbiennes actives et réduit le nombre de bactéries sulfato-réductrices en raison d'une plus grande pénétration de l'oxygène (Mermillod-Blondin et al., 2004).

Toutes ces études permettent de mieux comprendre le rôle joué par chaque espèce sur le fonctionnement de l'écosystème et contribuent donc à faire de la communauté à *M. balthica* un excellent modèle si l'on veut étudier l'impact des changements de biodiversité. En effet, ces espèces, relativement faciles à maintenir et à manipuler en

laboratoire, présentent des traits fonctionnels distincts (bioturbation, mode alimentaire, etc.) et connus qui constituent une base importante dans des études portant sur la relation B-FE. Ainsi, en tenant compte de toutes les informations décrites précédemment ainsi que des interactions entre les espèces appartenant à plusieurs classes de tailles (micro-, méio- et macrofaune), cette communauté modèle peut être utilisée dans le but de mieux tester et comprendre comment les changements de biodiversité pourraient modifier les fonctions primordiales pour le reste de l'écosystème, tels que l'apport ou le retrait de nutriments. Bien que cette communauté ne contienne qu'une faible biodiversité, cette étude pourrait servir d'étude préliminaire pour l'étude de communautés plus complexes, avec notamment une plus grande diversité spécifique et fonctionnelle.

CAS DE LA CONCHYLICULTURE DE LA PALOURDE JAPONAISE ET DE L'HUITRE PACIFIQUE

La zone intertidale est soumise à une forte pression anthropique puisqu'elle est facilement accessible et utilisable par les humains. Sa biodiversité peut donc être fortement transformée face à ces activités. En particulier, la conchyliculture peut entraîner une modification directe ou indirecte de la biodiversité (Grant et al., 2012; Toupoint et al., 2008; Whiteley & Bendell-Young, 2007). Généralement, les études portant sur la conchyliculture s'intéressent aux cultures hors-sol (en suspension dans la colonne d'eau), en zones intertidale ou subtidale (McKindsey et al., 2011). En zone intertidale, ce type de culture entraîne des modifications pour le benthos qui se situe en-dessous des installations (tréteaux, bouchots, etc.), avec une augmentation de la charge en fines particules sédimentaires, un changement de l'hydrodynamisme du site et une modification des espèces présentes dans ces sédiments (Forrest & Creese, 2006; Grant et al., 2012; Mallet et al., 2006). On observe aussi souvent une modification des assemblages benthiques « naturels » vers des assemblages plus tolérants à de hautes teneurs en matière organique (Grant et al., 2012). Les changements de biodiversité ne sont donc pas directs, mais issus d'autres processus plus complexes.

Pour la conchyliculture directement sur ou dans le sol, l'introduction d'une nouvelle espèce dans le compartiment benthique est directe. Quelques études ont déjà tenté de comprendre quels étaient les effets de cette introduction / récolte de bivalves cultivés. Bouchet et Sauriau (2008) ont montré que la conchyliculture de l'huître Pacifique (*Crassostrea gigas*) directement sur les sédiments avait moins d'impact que lorsqu'elle est faite sur des tables. En effet, le contenu en matière organique des sédiments n'était que faiblement modifié comparativement à la culture hors-sol et la biodiversité était moins changée. De plus, l'hydrodynamisme n'était pas modifié puisque ce genre de culture ne nécessite aucune introduction de structure physique, et ne modifie donc pas les courants du site cultivé. Les modifications observées sont donc principalement dues à l'introduction directe de l'huître (Bouchet & Sauriau, 2008). La culture, et donc l'introduction dans les sédiments, de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) entraîne un changement dans les communautés benthiques, ainsi qu'une faible augmentation des particules sédimentaires fines et du contenu en matière organique comparativement aux sites cultivés (Toupoint et al., 2008). Bartoli et al. (2001) ont montré que ces modifications entraînaient des changements au niveau des flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment avec une augmentation de la consommation en O_2 et une production de NH_4^+ , PO_4^{3-} et CO_2 . Ces changements pourraient donc potentiellement avoir des impacts sur le reste de l'écosystème marin côtier (Bartoli et al., 2001).

Sur la côte ouest canadienne, et plus particulièrement sur les côtes de l'île de Vancouver, la conchyliculture de la palourde japonaise et de l'huître du Pacifique, deux bivalves filtreurs (taux de filtration : $3,19 \pm 1,00 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ et $4,03 \pm 2,19$ à $5,53 \pm 0,35 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ respectivement) (Deslous-Paoli et al., 1987), est pratiquée depuis les années 1940 et se fait principalement par le dépôt des organismes directement dans et sur les sédiments respectivement (Bendell & Wan, 2011; Jamieson et al., 2001). Quelques chercheurs se sont penchés sur la conchyliculture sur ce site et ont montré entre autres que les sites soumis à la culture de la palourde japonaise présentent une plus faible richesse spécifique ainsi qu'un changement dans la composition, l'abondance et la distribution des bivalves avec une dominance des bivalves cultivés (Bendell-Young, 2006; Whiteley & Bendell-Young,

2007). Cela entraîne également des augmentations dans le contenu sédimentaire en NH_4^+ et PO_4^{3-} (Bendell et al., 2010). La culture d'huîtres n'a quant à elle pas été étudiée dans cette région. La culture intensive de bivalves, que ce soit d'huîtres ou de palourdes, sur ou dans les sédiments en zone intertidale pourrait donc avoir des conséquences importantes sur la zone côtière avec probablement des changements de la nature et de l'intensité des flux biogéochimiques, en raison de l'augmentation du contenu en nutriments dans les sédiments (Bendell et al., 2010). Cependant, les changements apportés par ce type de culture restent très mal compris et nécessiteraient une étude plus approfondie afin de savoir notamment comment l'introduction volontaire d'une espèce dans le sédiment peut modifier la composition spécifique et les flux de nutriments et d'oxygène à l'interface eau-sédiment qui lui sont associés. Cela permettrait par la suite d'avoir une meilleure vision des changements apportés par ce type de conchyliculture pour l'ensemble de l'écosystème intertidal (Bendell-Young, 2006). Cette culture intensive de bivalves en zone intertidale est donc un exemple concret de changement de biodiversité en milieu naturel et peut donc être utilisée comme modèle pour mieux comprendre quels sont les impacts des changements de biodiversité sur les fonctions de l'écosystème.

OBJECTIF GÉNÉRAL DU PROJET

Ce projet de recherche s'insère dans le réseau CHONe (Canadian Healthy Oceans Network) dont l'objectif principal est de proposer des critères scientifiques pour la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité marine au Canada. Ce réseau national est divisé en 3 thèmes principaux soit (1) la caractérisation de la biodiversité à plusieurs échelles, (2) les fonctions de l'écosystème et (3) la connectivité des populations. Ce doctorat est une composante du thème 2 dont l'objectif est de « Déterminer comment les fonctions et la santé de l'écosystème sont liées à la biodiversité et aux agents perturbateurs de sources naturelles et anthropiques ».

Dans le cadre de ce thème de recherche, l'objectif principal de ce doctorat est de mieux comprendre l'impact des changements de biodiversité sur le fonctionnement et les services rendus à l'écosystème benthique intertidal. Pour cela, nous avons utilisé dans un premier temps une approche expérimentale, en manipulant directement la biodiversité de la communauté à *Macoma balthica* de l'estuaire du Saint-Laurent, puis dans un deuxième temps, nous avons étudié un cas réel de modification directe de la biodiversité, la conchyliculture dans le détroit de Baynes en Colombie Britannique.

L'utilisation de ces deux approches (expérimentale et sur le terrain) permettra d'avoir une vision beaucoup plus complète de l'impact des changements de biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème benthique intertidal. En effet, l'étude en laboratoire nous permettra de comprendre l'effet de chaque espèce sur les fonctions mesurée, et donc de bien cerner les processus sous-jacents liés à la modification des espèces présentes dans le milieu. Par contre, cette approche ne permet pas d'estimer ce qui se passe réellement en milieu naturel. Le cas de la conchyliculture, qui entraîne un changement direct de

biodiversité, est donc un exemple parfait qui nous permet de tester l'effet d'un changement de biodiversité sur les fonctions de l'écosystème, sans cependant pouvoir comprendre tous les mécanismes. C'est donc l'utilisation simultanée des deux approches dans cette thèse qui nous permettra d'avoir une vision plus réaliste des changements du fonctionnement de l'écosystème associés à une modification de la biodiversité.

OBJECTIFS SPÉCIFIQUES

PREMIER OBJECTIF DE RECHERCHE

Le premier objectif s'intéresse principalement à l'identité des espèces et consiste à combiner trois approches différentes, soit l'utilisation des traits fonctionnels des espèces, la prise en compte des interactions (trophiques ou non) entre les espèces ainsi que leurs effets sur plusieurs fonctions simultanément (flux biogéochimiques, contenus sédimentaires en matière organique et bactéries), afin de comprendre de façon approfondie comment des changements dans la biodiversité peuvent affecter le fonctionnement des écosystèmes benthiques (Fig. 6). Cette étude est faite grâce à l'utilisation de la communauté à *Macoma balthica* de l'estuaire du Saint-Laurent, qui présente peu d'espèces abondantes, faciles à maintenir en laboratoire et sert donc de communauté modèle, et inclut à la fois des espèces macrofauniques et un complexe de méiofaune.

Avec cette approche innovatrice, on s'attend à observer des résultats beaucoup plus réalistes que ceux qui avaient été obtenus dans les études précédentes.

Nos hypothèses de travail sont :

- Le polychète *A. virens* joue un rôle majeur sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, principalement en raison de son mode de bioturbation « diffuseur à galerie » (Michaud et al., 2005; 2006)
- Le bivalve *M. balthica* a une forte interaction avec la composition des sédiments de surface (contenu en matière organique) de par son mode alimentaire principalement dépositivore généralement observé en conditions de laboratoire (Hummel, 1985)
- Le bivalve *M. arenaria* joue un rôle moins important sur les fonctions mesurées que les autres organismes, en raison de son mode de nutrition suspensivore qui affecte peu la colonne sédimentaire (Forster & Zettler, 2004; Michaud et al., 2006)

- La présence de méiofaune engendre des modifications dans le comportement des espèces de macrofaune (prédation, compétition pour la nourriture), et par conséquent, modifie leurs effets sur les fonctions mesurées (Braeckman et al., 2011; Coull, 1999; Tita et al., 2002)

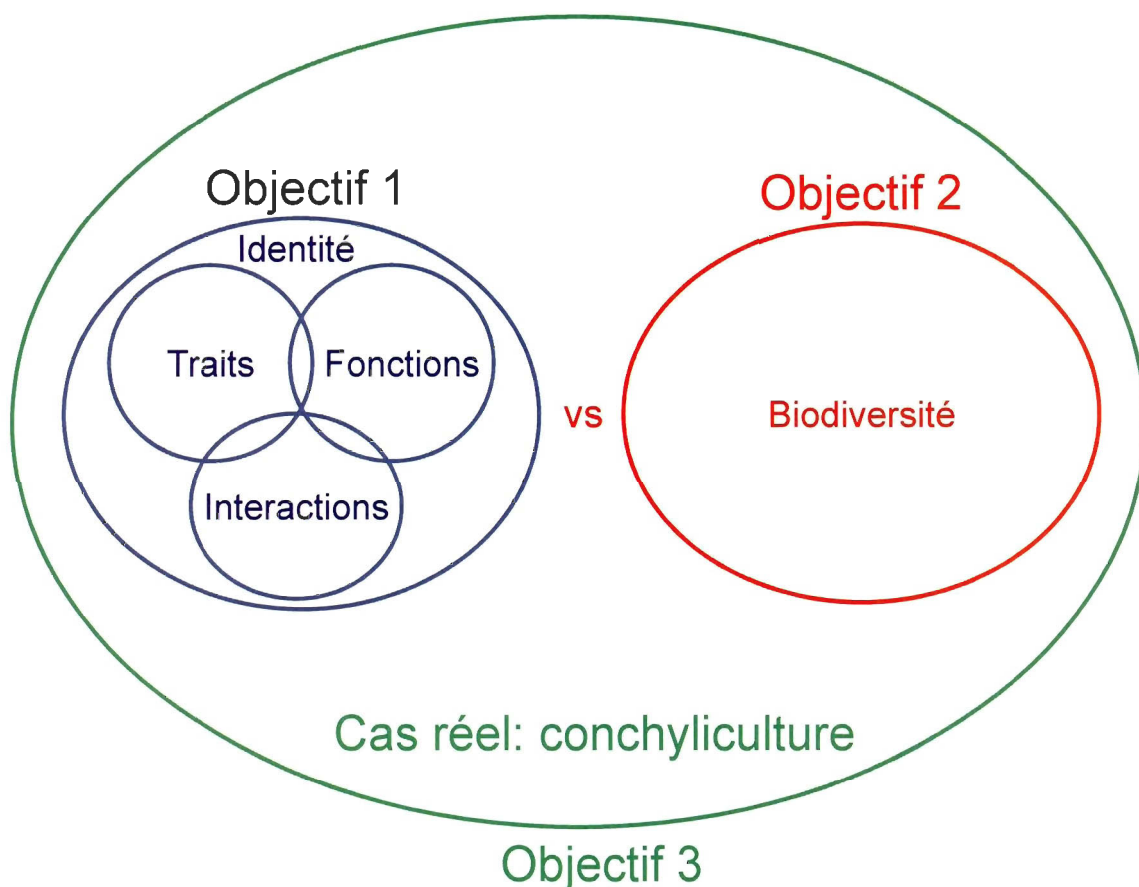


Figure 6: Schéma conceptuel présentant les 3 objectifs de recherche de cette thèse. L'objectif 1 (bleu) s'intéresse à l'identité des espèces en considérant à la fois les traits fonctionnels des espèces, leurs interactions et leurs effets sur plusieurs fonctions. L'objectif 2 (rouge) teste si l'identité des espèces (décrit dans l'objectif 1) et/ou la richesse spécifique sont des bons prédicteurs des fonctions mesurées. Cela permet une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents pour expliquer les changements des fonctions suivant la biodiversité. Finalement, l'objectif 3 (vert) utilise à la fois les objectifs 1 et 2 pour comprendre les effets de la conchyliculture, qui entraîne des changements dans la biodiversité, sur les fonctions de l'écosystème intertidal.

DEUXIÈME OBJECTIF DE RECHERCHE

Le deuxième objectif de cette thèse consiste à tester si ce sont la biodiversité (richesse spécifique) et/ou les traits fonctionnels des espèces (identité) qui modifient le compartiment microbien de la colonne sédimentaire (Fig. 6). Pour cela, 3 espèces macrofauniques (communauté à *M. balthica*) présentant des traits fonctionnels différents, en présence ou non de méiofaune, ont été utilisés. D'autres caractéristiques de la communauté, telles que la biomasse, l'abondance et le taux d'advection (remaniement vertical) de particules engendré par la macrofaune ont également été testées afin de déterminer si elles pourraient être de bons prédicteurs des changements du compartiment microbien.

Nos hypothèses de travail sont :

- Le compartiment bactérien (abondance ou activité) est modifié, puisque chaque espèce macrofaunique présente des traits fonctionnels différents (Mermillod-Blondin et al., 2004; Papaspyrou et al., 2006)
- Le ver *A. virens* a une grande capacité de pénétration et de remaniement des sédiments comparativement aux bivalves de la communauté à *M. balthica*. La présence de ce ver change donc les propriétés de la colonne sédimentaire en profondeur et donc entraînera un changement dans l'abondance de bactéries (Schmidt et al., 1998)
- La présence de la méiofaune modifie l'abondance bactérienne en surface (lien trophique / non-trophique), ainsi que le comportement de la macrofaune avec un mode alimentaire dépositif (M. balthica principalement) puisqu'elle est utilisée comme source de nourriture (Giere, 2009)

TROISIÈME OBJECTIF DE RECHERCHE

Le troisième objectif de ce doctorat consiste à étudier un cas réel de changement direct de la biodiversité, la conchyliculture de l'huître pacifique et de la palourde japonaise sur la côte ouest canadienne, afin de tester les effets sur une multitude de propriétés et fonctions de l'écosystème (composition sédimentaire, flux biogéochimiques dans la colonne d'eau, abondance et composition des compartiments micro-, méio- et macrofauniques) (Fig. 6). Cette étude testera si la richesse spécifique (biodiversité) ou d'autres caractéristiques (telles que la matière organique, contenu en chlorophylle *a*, etc.) peuvent servir de prédicteurs aux changements de l'écosystème.

Cette étude nous donnera une vision plus intégrée des changements engendrés par l'introduction d'espèces macrofauniques dans un écosystème benthique naturel.

Nos hypothèses de travail sont :

- La présence de bivalves cultivés est significativement augmentée par rapport aux sites références, en raison de leur ajout direct dans la zone intertidale (Whiteley & Bendell-Young, 2007)
- La quantité de matière organique est plus importante dans les sites cultivés et ceci entraîne des modifications des flux d'oxygène et de nutriments à l'interface eau-sédiment (issus de la diagénèse précoce), puisque une augmentation du contenu sédimentaire en nutriments a déjà été observée sur les sites cultivés (Bendell et al., 2010)
- La structure de la communauté faunique (micro-, méio- et macrofaune) est modifiée par les activités de conchyliculture (introduction des espèces cultivées) (Whiteley & Bendell-Young, 2007)

CHAPITRE 1

UNE APPROCHE MULTIPLE POUR MIEUX COMPRENDRE LES COMMUNAUTES BENTHIQUES ET LEURS IMPACTS SUR LE FONCTIONNEMENT DE L'ECOSYSTEME

RÉSUMÉ

La relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (B-FE) est d'intérêt majeur depuis les deux dernières décennies, particulièrement en raison du taux croissant d'extinctions mondiales des espèces. Différentes approches sont utilisées pour caractériser cette relation B-FE, mais trois d'entre elles aident principalement à décrire les effets des modifications au sein même d'une communauté : l'approche par les traits fonctionnels des espèces, l'étude des interactions entre les espèces et leurs effets sur plusieurs processus de l'écosystème. Afin de décrire des scénarios plus réalistes, nous proposons d'utiliser ces trois approches simultanément pour mieux comprendre la relation entre une communauté benthique et le fonctionnement de l'écosystème. Les expériences ont été réalisées en conditions contrôlées en utilisant 3 espèces de la macrofaune (*Alitta* (précédemment *Nereis*) *virens*, *Macoma balthica* et *Mya arenaria*) présentant des traits fonctionnels différents (bioturbation, mode alimentaire). Au total, 8 combinaisons de 0 à 3 espèces de macrofaune ont été maintenues dans des microcosmes durant 34 jours en présence ou non de méiofaune, groupe d'espèces dont la taille est comprise entre 500 et 63µm. Le contenu en matière organique et l'abondance bactérienne dans les sédiments, ainsi que les flux d'oxygène et de nutriments (NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4) à l'interface eau-sédiment ont été utilisés comme indicateur des fonctions. La richesse spécifique de la macrofaune ne modifiait aucune des fonctions mesurées, cependant, nous avons observé un

impact important associé à la présence de méiofaune dans les microcosmes. En effet, la présence de ce groupe d'espèces de petite taille a changé les interactions non-trophiques entre les espèces de macrofaune, conduisant à des modifications des fonctions de l'écosystème. Ainsi, même si ce groupe est généralement très peu étudié, notre expérience suggère que la méiofaune devrait être considérée avec plus d'attention dans les études futures. Finalement, cette étude souligne l'importance d'utiliser une approche multiple pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème, surtout dans le contexte actuel où l'on tente de connaître les impacts écologiques des changements dans les communautés.

Ce premier article, intitulé « *A multiple approach to better understand a benthic community and its effect on ecosystem functioning* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Christian Nozais et Philippe Archambault. Il sera soumis en août 2012 à au journal *Basic and Applied Ecology*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique sur la biodiversité des communautés benthiques en zone intertidale, le développement de la méthode, l'exécution des expériences en laboratoire et des tests statistiques, ainsi que la rédaction de l'article. Le professeur Christian Nozais, second auteur, a aidé à la recherche sur la biodiversité, au développement de la méthode ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur Philippe Archambault, troisième auteur, a fourni l'idée originale, a contribué à l'approche statistique des données ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée au *Forum québécois des Sciences de la Mer* à Rimouski (Canada) à l'automne 2009, à la *Réunion annuelle du Réseau Aquaculture Québec* à Lévis (Canada) à l'automne 2010, à la *Réunion annuelle de CHONe (Canadian Healthy Ocean Network)* à Montréal (Canada) au printemps 2011, ainsi qu'à la *World Conference on Marine Biodiversity* à Aberdeen (Écosse) à l'automne 2011.

A MULTIPLE APPROACH TO BETTER UNDERSTAND A BENTHIC COMMUNITY AND ITS EFFECT ON ECOSYSTEM FUNCTIONING

ABSTRACT

During the two last decades, the biodiversity - ecosystem functioning (B-EF) relationship has become of main interest, mostly because of the worldwide increase in species extinctions. Different approaches can be used to characterise the B-EF relationship, but three of them mainly help to describe changes associated with community-level modifications: the species functional trait approach, the study of interactions between species and the effect of species on multiple ecosystem processes. To reach more realistic scenarios, we used these three approaches simultaneously to understand the relationship between a benthic community and ecosystem functioning. Experiments took place under controlled conditions using three macrofaunal species (*Alitta* (formerly *Nereis*) *virens*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria*) with different functional traits (bioturbation, nutrition modes). A total of 8 combinations of 0 to 3 functionally different species (macrofaunal species) were maintained into microcosms for 34 days in either the presence or absence of another size-class grouping (a meiofaunal mixture). The organic matter content and bacterial abundance in sediments and the oxygen and nutrient fluxes (NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4) across the sediment-water interface were measured and used as proxies of functions. Macrofaunal species richness did not modify any of the measured functions; however we observed a strong impact of the presence of meiofauna in microcosms. Indeed, they changed the non-trophic interactions between macrofaunal species, which led to modifications in the ecosystem functioning. Thus, even if this size-class group has been poorly considered in previous studies, our experiment suggests that future studies should consider the meiofauna with greater attention. Finally, this study highlights the importance of using multiple approaches to understand ecosystem functioning, in the context of ecological impacts of changes within communities.

KEYWORDS: benthic community; ecosystem functioning; horizontal / vertical biodiversity; trophic / non-trophic interaction; multiple processes; meiofauna

INTRODUCTION

Understanding the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (hereafter, B-EF) has become one of the major challenges in ecology during the two last decades (Isbell et al., 2011; Loreau et al., 2002; Naeem et al., 2009). Indeed, human activities have led to an increase in worldwide species extinction rates and researchers have tried to understand how these biodiversity changes can affect ecosystem properties (Balvanera et al., 2006; Naeem et al., 2009). These ecosystem functions (properties) have been defined by Hooper et al (2005) as “both size of compartments (e.g. pools of materials such as carbon and organic matter) and rates of processes (e.g. fluxes of materials and energy among compartments)”. Many approaches have been used previously for B-EF research (Reiss et al., 2009), but three of them seem mainly suited to ascertaining the role of biodiversity change within communities on ecosystem processes (Reiss et al., 2009; Vasas & Jordán, 2006): the species functional trait approach, the understanding of interactions between species, and finally the investigation of the effect of each species on multiple ecological processes. Reiss et al. (2009) even highlighted the importance of considering all these approaches simultaneously since they all present great advantages to understanding mechanisms underlying changes inside communities. This new multiple approach would help in the prediction of more realistic scenarios as to the effect of biodiversity changes on ecosystem functioning.

The first approach considers the functional traits of species (e.g. bioturbation and feeding mode), which play a major role in ecological processes (Petchey & Gaston, 2006). For example, benthic species generating high bioturbation rates (e.g. gallery diffusers) strongly modify nutrient fluxes at the water-sediment interface compared to species with low bioturbation rates (e.g. bioturbators) (Michaud et al., 2006). The classification of species having similar characteristics into functional groups allows us to then predict the impacts of changes within communities on ecosystem functioning. Indeed, since functional groups are defined as group of species equally affecting ecosystem processes (Chapin et al.,

1992; Gitay & Noble, 1997), the loss of one of these species should not result in modifications of ecological processes and its function will be sustained by the other species of this functional group. However, the choice of functional traits needs to be made carefully to classify species into appropriate groups (Michaud et al., 2006; 2009; Petchey et al., 2009). The functional diversity would then become more helpful than the taxonomic (species) diversity for evaluating the impact of community change on ecosystem functioning (Petchey & Gaston, 2006).

The second approach consists in the study of species interactions to capture mechanisms underlying ecosystem functioning changes in a community. Many studies focus only on interactions within single trophic level species (e.g. macrofauna) (horizontal biodiversity) that they compare with a bacterial control, but their observations are far from real communities since they are not considering all relationships between species (Gamfeldt et al., 2008; Thébault & Loreau, 2006). The integration of multi-trophic interactions (vertical biodiversity) in community studies generates non-linear models which are much more complex. The loss of one species can lead to trophic modifications (e.g. cascading extinctions or effects) which may affect ecosystem functioning (Thébault et al., 2007). Moreover, non-trophic interactions (e.g. facilitation, food competition) also can play an important role in community dynamics (Vasas & Jordán, 2006). For example, ecosystem engineers (e.g. corals, mussel beds), can transform their environmental conditions which may affect ecological conditions for other species (Jones et al., 1994; Largaespada et al., 2012). The loss of such species can then change the functioning of the whole ecosystem (Coleman & Williams, 2002). Thereby, studies on biodiversity change within communities should consider at the same time trophic and non-trophic interactions between species to draw more realistic conclusions (Cardinale et al., 2009; Vasas & Jordán, 2006).

Finally, the third approach consists in assessing the impact of species change on different ecosystem processes (e.g. nutrient cycling, primary production, etc.). Much of current studies only consider one process at a time (Cardinale et al., 2004; Michaud et al., 2005). However, each species can influence different ecological processes, and the

measurement of only one process can lead to an incomplete picture of the overall ecosystem functioning (Gamfeldt et al., 2008; Isbell et al., 2011). Hector et al. (2007) even showed that the measurement of an individual process leads to an underestimation of the impact of biodiversity change on ecosystem functioning. The study of multiple ecosystem processes is then of high interest to estimate changes associated with the modification of a community (Hiddink et al., 2009) and multi-functionality should then be strongly considered in such studies.

The *Macoma balthica* intertidal community from the St. Lawrence estuary (Desrosiers & Brêthes, 1984) presents great advantages when studying benthic communities in the context of B-EF research. This community exhibits low species diversity, reducing system complexity, with mainly three species of macrofauna (*Alitta* (formerly *Nereis*) *virens*, *M. balthica* and *Mya arenaria*) and a meiofaunal community composed mainly of nematodes. Moreover, the main characteristics and the role played by each of the macrofaunal species on ecosystem functioning are already well known (Mermillod-Blondin et al., 2003; Michaud et al., 2005; 2006; 2009; Tita et al., 2002) and contribute to classifying them as 3 functionally different species (Table I.1) following their bioturbation and nutrition mode. The polychaete *A. virens* is a omnivorous gallery-diffuser and mainly modifies the geochemical conditions of the sediment, mainly with an oxygenation (Michaud et al., 2005; 2006; 2009). The mollusc *M. balthica* is a biodiffuser and a deposit or suspension-feeder depending on environmental conditions (Hummel, 1985). It highly interacts with the surface sediment through its feeding mode (Hummel, 1985). Finally, the biodiffuser *M. arenaria* affects mainly the overlying water due to its suspension feeding mode (Forster & Zettler, 2004), but it can also modify sediment characteristics by changing biogeochemical conditions of sediment (Hansen et al., 1996; Michaud et al., 2006). Contrarily to macrofauna, meiofauna, which constitute another size-class level, have been much less studied. These organisms are mostly epigrowth or deposit-feeders (Tita et al., 2002). They can modify their environment (e.g. bacterial and benthic diatom abundances) (Coull, 1999) and are also very dependent on macrofaunal species which feed on them and modify environmental conditions (Braeckman et al., 2011).

Table I. 1: Traits of the functionally different species used in this experiment. Burrowing depth and size where those measured in microcosms, feeding and bioturbation modes were extracted from literature.

	Burrowing depth	Size (length)	Feeding mode	Bioturbation mode
<i>A. virens</i>	max. 15 cm	6 - 7 cm	Omnivorous (Nielsen et al., 1995)	Gallery-diffuser (Michaud et al., 2006)
<i>M. balthica</i>	max. 3 cm	0.5 - 1 cm	Mainly deposit-feeder (Ólafsson, 1986)	Biodiffuser (Michaud et al., 2006)
<i>M. arenaria</i>	max. 6 cm	2 - 3 cm	Suspension-feeder (Forster & Zettler, 2004)	Biodiffuser (Michaud et al., 2006)

The present study proposes to combine the three approaches (hereafter referred to as multiple approach) described before (species traits, species interactions and multiple processes) as suggested by Reiss et al. (2009) to understand the multifaceted mechanisms that govern the relations between a benthic community and ecosystem functioning through the example of the *Macoma balthica* community. More specifically, objectives of this study were: (1) to assess how each functionally different species (species traits approach) affects different processes (functions) of the benthic ecosystem, namely sediment organic matter content and bacterial abundance (assemblage' dependent variables) and oxygen (O_2), ammonium (NH_4^+), nitrate and nitrite (NO_x^-), phosphate (PO_4^{3-}) and silicate ($Si(OH)_4$) fluxes across the sediment-water interface (multiple processes approach) and, (2) to determine how the different species of this ecosystem interact together through trophic and non-trophic interactions (species interactions approach). These objectives were tested in presence or absence of an additional size class (a meiofaunal mixture). It was hypothesized that (1) *A. virens* mainly affects oxygen and nutrient fluxes across the water-sediment interface, (2) *M. balthica* impacts the surface sediment composition (organic matter content and bacterial abundances) through trophic and non-trophic interactions and, (3) *M. arenaria* has less impact on benthic processes measured in this study than the other species. The presence of meiofauna is expected to lead to changes in processes induced by the different

macrofaunal species. The results of this study should help in obtaining a better understanding of the functioning of the whole benthic system in the *M. balthica* community and highlight the importance of using a multiple approach (species traits, species interactions and multiple processes) in on benthic community research.

METHODS

Sampling site and organisms

All organisms and sediments were randomly collected along the Pointe-au-Père intertidal area (48°31'N, 68°28'W), located on the south shore of the St. Lawrence maritime estuary. About 1.2 dm³ of sediments sampled with a grab (to a depth of 10 cm) were sieved on a 1 mm mesh (to exclude largest particles and macrofauna) and frozen for 1 month (-20°C) to exclude most of the meiofauna (Quaresma et al., 2004), by significantly decreasing the abundance of nematodes (Table 1.2, meiofauna effect: $F_{(4,28)} = 4.23$, $P < 0.001$). We also collected the three macrofaunal species (*A. virens*, *M. balthica*, *M. arenaria*) and the mixture of meiofauna (size < 500 µm), from the within top 2.5 cm sediment layer. The distribution by taxon of this meiofauna was comparable to that of natural environments (Coull, 1999), since 70 % of organisms were nematodes, 25 % copepods and nauplii, and less than 5 % were foraminifera (Fig. 1.1A,B,C,D). All organisms were then acclimated for 15 days under controlled conditions (Temperature: 12 ± 1°C, Salinity: 27, Photoperiod: 12h light/12h dark, Filtered seawater (< 60 µm) pumped directly from the estuary). The experiment was conducted in the marine laboratory of the Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER, Pointe-au-Père - Canada) from July 8 to August 17, 2008. No permit was required for the described field studies.

Table 1. 2: Results of factorial ANOVAs (meiofaunal abundances). Factorial ANOVAs testing the effects of macrofaunal species richness (Ri), assemblage (nested in richness) (Ass(Ri)), meiofaunal treatments (Me) and their interactions on abundance of nematodes, copepods, nauplii and foraminifera abundances in sediments. Data^(a) were log transformed.

Source of variation	df	Nematodes ^(a)		Copepods ^(a)		Nauplii ^(a)		Foraminifera ^(a)	
		SS	F	SS	F	SS	F	SS	F
Ri	3	1.35	2.72	0.40	0.84	1.21	0.90	0.17	0.88
Ass(Ri)	4	2.80	4.23**	1.86	2.97*	4.62	2.58	1.16	4.55**
Me	1	51.63	312.22***	0.07	0.45	1.44	3.21	0.00	0.00
Ri x Me	3	0.59	1.19	0.33	0.70	0.90	0.67	0.25	1.31
Ass(Ri) x Me	4	0.82	1.23	0.42	0.67	0.86	0.48	0.09	0.36
Error	28								

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

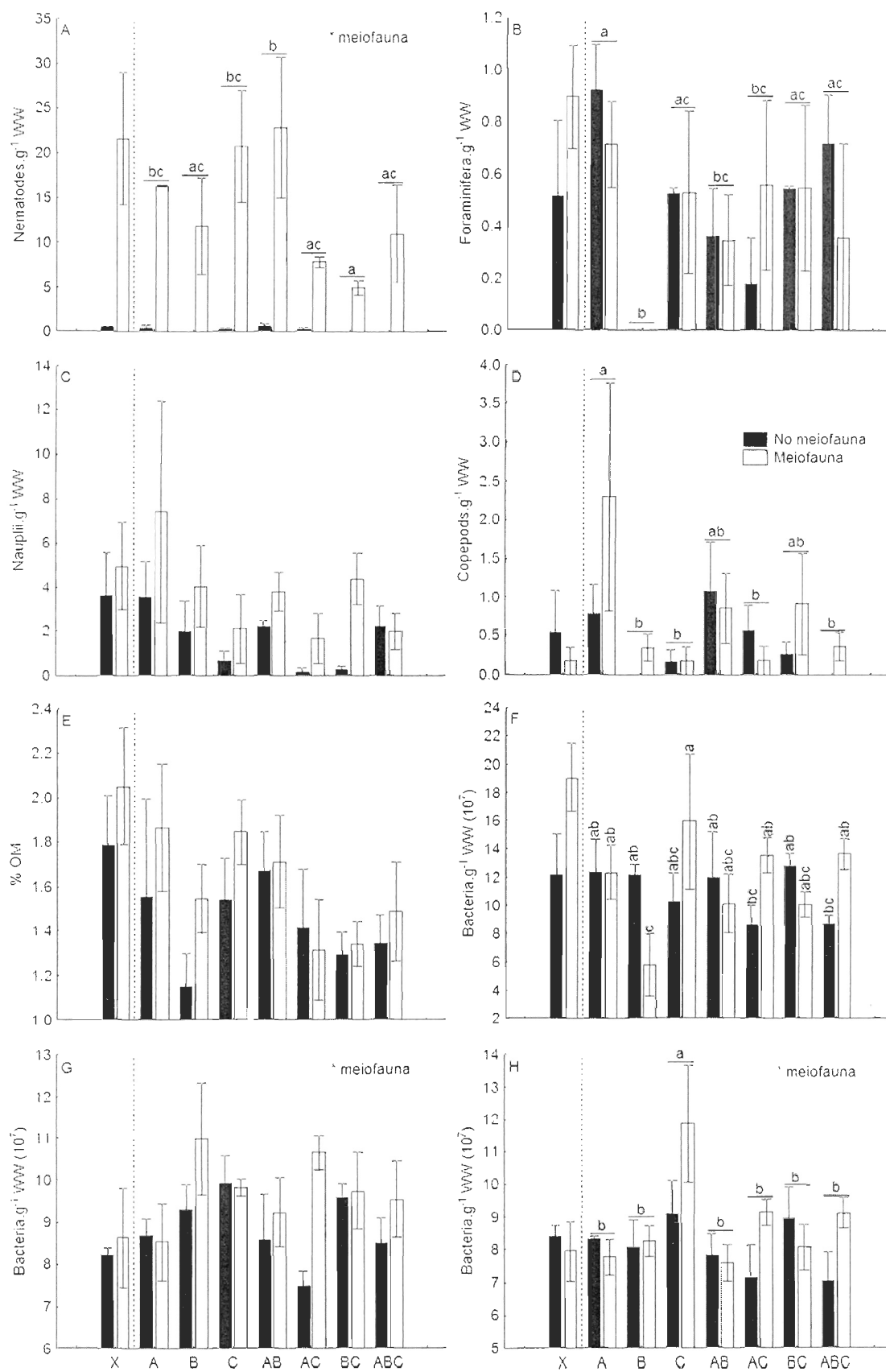


Figure 1. 1: Sediment characteristics (OM content, meiofaunal and bacterial abundances). Mean (\pm SE) abundances of each taxon of meiofauna: (A) nematodes, (B) foraminifera, (C) nauplii and (D) copepods, and sediment content of (E) organic matter and bacterial abundances in (F) surface (0- 0.5 cm), (G) subsurface (0.5-5 cm), and (H) deep (5-12 cm) sediments among assemblages (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). Controls were excluded from statistical analyses. Significant differences ($P < 0.05$) among groups are indicated by different letters. “* Meiofauna” indicates a significant effect of the presence of the meiofauna mixture.

Microcosms and experimental set-up

Experimental design. The experimental design (Table I.3) consisted of 8 assemblages: the control (X) (no macrofaunal species), 3 treatments of monoculture (*M. arenaria* (A), *M. balthica* (B), *A. virens* (C)), 3 treatments with combinations of 2 species (AB, AC, BC) and finally 1 combination of 3 macrofaunal species (ABC). These 8 treatments had 3 replicates each and were run with or without meiofauna, for a total of 48 microcosms. Microcosms were filled with sediment on day 1 and then acclimated for 17 days. On day 18, we took water samples (to measure oxygen and nutrient fluxes) and introduced the different assemblages of organisms described before. Finally, on day 34, we took samples of water and sediment.

Table I. 3: Number of each organism and total (theoretical) biovolume per assemblage. X: control, Ma: *Mya arenaria* (biovol: ~1.6 mL each), Mb: *Macoma balthica* (biovol: ~0.4 mL each), Av: *Alitta virens* (biovol: ~0.8 mL each).

Assemblage	Abbreviation	Ma	Mb	Av	Biovolume
Control	X	0	0	0	X
<i>M. arenaria</i> (Ma)	A	6	0	0	9.6 mL
<i>M. balthica</i> (Mb)	B	0	24	0	9.6 mL
<i>A. virens</i> (Av)	C	0	0	12	9.6 mL
Ma+Mb	AB	3	12	0	9.6 mL
Ma+Av	AC	3	0	6	9.6 mL
Mb+Av	BC	0	12	6	9.6 mL
Ma+Mb+Av	ABC	2	8	4	9.6 mL

Day 1: Microcosm set-up. Each of the 48 microcosms was made out of an opaque PVC tube (diameter: 10 cm, length: 21 cm) hermetically sealed at the bottom. It was initially filled with homogenised and thawed sediment to a height of 15 cm and then a 6 cm layer of filtered seawater ($<60\ \mu\text{m}$) was added via a flow-through system. Water was introduced at a slow rate to homogenize the water column without resuspending sediments. Each microcosm was then closed at the top with a nylon mesh ($500\ \mu\text{m}$), allowing water to overflow but stopping macrofauna from escaping. Microcosms were then acclimated for 17 days to allow biogeochemical stabilisation and stratification of sediments under controlled conditions (Verrhiest et al., 2002).

Day 18: Water sampling and introduction of organisms. Each microcosm was first hermetically shut at the top with an opaque lid (Figure I.2) and incubated for 1 hour during day time (a duration determined previously as consuming less than 20% of the O_2 present in the water column (Hall et al., 1996; Richard et al., 2006)). During this incubation period, two samples were taken per microcosm at 0, 30 and 60 min, to determine nutrient / oxygen fluxes before the introduction of organisms. First, 22 mL of water were sampled with a plastic syringe, filtered through a $0.22\ \mu\text{m}$ GF/F filter, and used to measure different nutrients: NH_4^+ (Aminot & Chaussepied, 1983), $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- (= \text{NO}_x^-)$, PO_4^{3-} and $\text{Si}(\text{OH})_4$ (Grasshoff et al., 1983). Simultaneously, the same amount of seawater was introduced into the overlying water to avoid air penetration in the microcosm. The composition of this water was also analysed to correct for the dilution effect later on. Second, 10 mL of seawater were taken from the microcosms with a BOD syringe to determine the oxygen concentration (micro-Winkler analyses adapted from Fox & Wingfield (1938) and Carpenter (1965)) and replaced by seawater to maintain water volume inside the microcosm. To verify homogeneity among microcosms one-way ANOVAs on nutrient and oxygen fluxes measured on day 18 was performed and showed no difference among microcosms ($P > 0.05$).

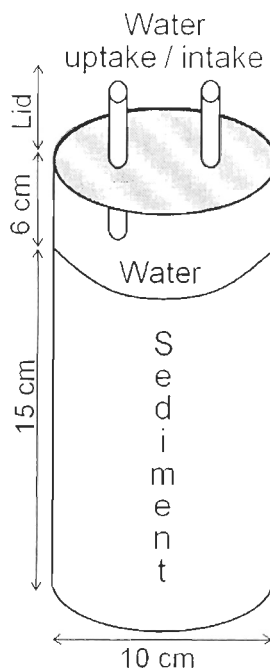


Figure I. 2: Schematic of a microcosm closed by a tight lid on top allowing water sampling.

After nutrient / oxygen flux measurements, all combinations (8 combinations of 0 to 3 species and 2 levels of meiofauna (presence/absence)) of organisms were introduced into the cores (triplicates) (Table I.3). We followed the protocol of Michaud et al. (2005; 2006; 2009) to have equal biovolumes of organisms within each core, in order to normalise the experiment and facilitate comparison between treatments (Michaud et al., 2009). The densities of organisms were comparable to natural densities from the St Lawrence estuary (Mermillod-Blondin et al., 2003). We chose individuals having the same biovolume (Persoone, 1971) for each individual of the 3 macrofaunal species: *M. balthica*: 0.4 ± 0.1 mL (~ 0.5 g), *A. virens*: 0.8 ± 0.1 mL (~ 0.7 g) and *M. arenaria*: 1.6 ± 0.3 mL (~ 2.2 g). The total biovolume within each core was approximately 9.6 mL. Since meiofauna are difficult to separate from the sediment, we introduced 25 mL of sediment containing meiofauna or 25 mL of defaunated sediment (-20°C) (Van Duyl et al., 1992)

depending on the treatment. As a result, the difference between cores was not due to the introduction of sediment (including labile organic matter) but to the occurrence or not of meiofauna. After the introduction of fauna, the cores were reconnected to the seawater flow-through system for 16 days.

Day 34: Water and sediment sampling. At the end of the experiment, nutrients and oxygen measurements (same protocol as before) were done at time 0, 30 and 60 min to measure fluxes with the presence of different combinations of organisms. Sediments from the 0 - 0.5 cm layer were then sampled for different analyses: organic matter (OM) content by loss upon ignition at 500°C for 2 h (Lyons et al., 2002) and meiofaunal composition and abundances after fixation by 4% formaldehyde for the main taxa (nematodes, foraminifera, nauplii and copepods) under a binocular microscope (Higgins & Thiel, 1988). We also counted abundance of macrofaunal organisms. Finally, abundances of extractable bacteria from 0 - 0.5, 0.5 – 5 cm and 5 -12 cm sediment layers were analysed by flow cytometry. One mL of sediment was inserted in a 15 mL Corning tube and fixed with 4 mL of filtered (0.2 µm) 2 % formaldehyde. We then used an extraction protocol to separate bacteria from the sediment. First, tubes were filled to 10 mL with filtered seawater (0.2 µm) and we added 500 µl of 100 mM sodium pyrophosphate. Tubes were then submitted 3 times to vortex (1 min) and sonication (10 min), and were finally centrifuged during 5 min (3000 rpm, 20°C). The supernatant liquid was removed and kept in a 50 mL Corning tube. A second extraction was then applied to sediments (same protocol) and the second supernatant was mixed with the first one. Samples were then analysed by flow cytometry following the method of Belzile et al. (2008) to provide bacterial abundances per gram of wet weight sediment.

Statistical analyses

Variation in oxygen and nutrient fluxes, OM content, and bacterial and meiofaunal abundances on day 34 were analysed using factorial ANOVAs (Perkins et al., 2011) including the effect of species richness (3 levels, excluding control), assemblage nested in richness (7 levels), meiofauna (2 levels) and interactions. Homogeneity of variances was

determined visually on the residuals, and normality was tested using Shapiro-Wilk's test. Data were transformed to satisfy both assumptions when necessary (details given on Tables where appropriate). We used a Fisher LSD post-hoc test when a source of variation was significant in order to identify differences in factors (Day & Quinn, 1989). O_2 / NH_4^+ ratio was also tested following the same statistical design.

All variables (O_2 , NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} and $Si(OH)_4$ fluxes, organic matter, bacterial abundances) were simultaneously analysed according to the same factorial design above and using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) (Euclidean distance) (Anderson, 2005). These analyses were performed using PRIMER version 6 (Clarke & Gorley, 2006). We used a pair-wise test to identify significant differences when a factor was significant.

To test the effect of additivity between macrofaunal species on oxygen and nutrient fluxes, we calculated predicted performance from observed values issued from monoculture of each species. For example, predicted performance of AB was $(A+B)/2$ (Michaud et al., 2009). Both values (predicted vs. observed) were then compared using Snedecor-Fisher test (Scherrer, 2007). Data were transformed to satisfy the assumption of normality when necessary (details given when appropriate).

Linear regression models II (major axis, (Legendre & Legendre, 1998)) were used to identify correlations between the biogeochemical fluxes (O_2 , NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} and $Si(OH)_4$). Normality was tested using Shapiro-Wilk's test. We finally compared nauplii abundance to O_2 fluxes, nematode abundances to O_2 fluxes and OM content, and OM content to bacterial abundance (0-0.5 cm) and NO_x^- fluxes with a Spearman's rank correlation.

RESULTS

Water / sediment interface fluxes

Factorial ANOVAs showed that richness never affected any of the measured oxygen and nutrient fluxes (Table I.4). However, we observed that O₂ consumption from water to sediment (fluxes ranging from -280 to 40 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$) (Fig. I.3A) were significantly modified by assemblages and were mainly due to the occurrence of *A. virens*. Moreover, PO₄³⁻ fluxes (Fig. I.3D) (-40 to 50 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$) varied significantly when the meiofauna mixture was added into the microcosms (Table 4). However, the fluxes of NH₄⁺ (-40 to 1300 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$), NO_x⁻ (-100 to 140 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$), and Si(OH)₄ (-190 to 310 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{m}^{-2}$) (Table I.4, Fig. I.3B,C,E) and the O₂ / NH₄⁺ ratio ($p > 0.05$) were not affected by any of the tested factors.

Regression analyses showed that fluxes of O₂ were negatively correlated to NH₄⁺ fluxes ($y = -0.09x - 60.5$, $r = -0.36$, $p < 0.05$) and PO₄³⁻ fluxes ($y = -22.06x + 113.13$, $r = -0.36$, $p < 0.05$). Moreover, NH₄⁺ and PO₄³⁻ fluxes ($y = 48.94x - 86.33$, $r = -0.44$, $p < 0.05$) and Si(OH)₄ and PO₄³⁻ fluxes ($y = 8.06x + 5.23$, $r = -0.50$, $p < 0.05$) were positively correlated. Finally, NO_x⁻ fluxes increased when Si(OH)₄ decreased ($y = -0.57x + 19.81$, $r = -0.30$, $p < 0.05$). We did not observe other significant correlations between biogeochemical fluxes ($p > 0.05$).

Estimation of interactions between macrofaunal species

The predicted and observed fluxes of oxygen and nutrients are shown in Fig. I.4. Oxygen fluxes did not generally show differences between observed and predicted values (Table I.5), except for the assemblage “*M. balthica* + *A. virens*” in presence of meiofauna. NH₄⁺ fluxes were higher than predicted in assemblages “*M. arenaria* + *M. balthica*” and “*M. arenaria* + *A. virens*” without introduction of the meiofauna mixture. Observed NO_x⁻ fluxes were significantly different from predicted values in assemblages “*M. arenaria* + *M. balthica* without meiofauna” and “*M. arenaria* + *A. virens*” with and without

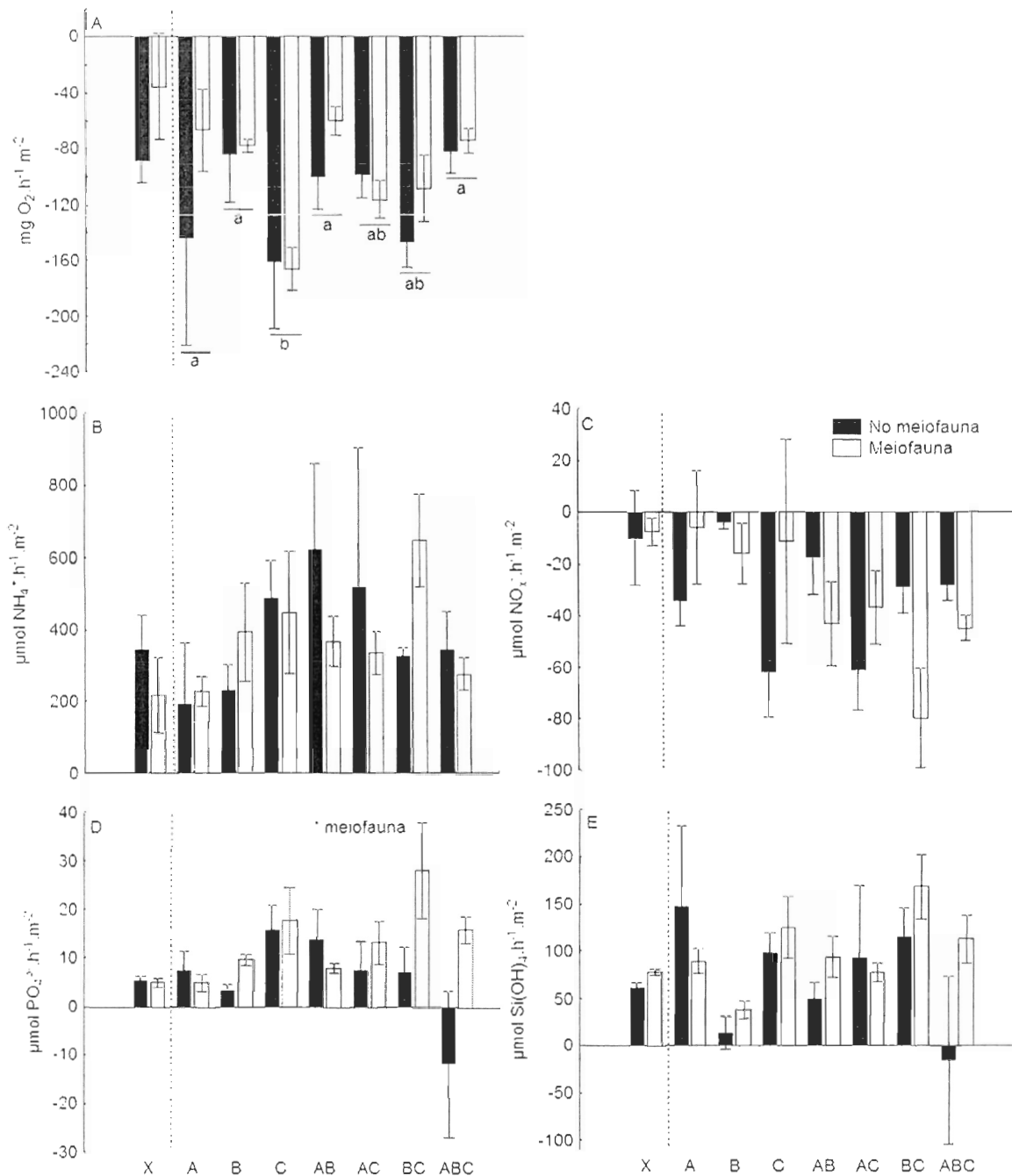


Figure 1. 3: Biogeochemical fluxes across the sediment-water interface. Mean ($\pm \text{SE}$) fluxes of (A) O_2 , (B) NH_4^+ , (C) NO_x^- , (D) PO_4^{3-} and (E) Si(OH)_4 across the sediment-water interface for 8 assemblages (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). Controls were excluded from statistical analyses. Significant differences ($P < 0.05$) among groups are indicated by different letters. “* Meiofauna” indicates a significant effect of the addition of the meiofauna mixture.

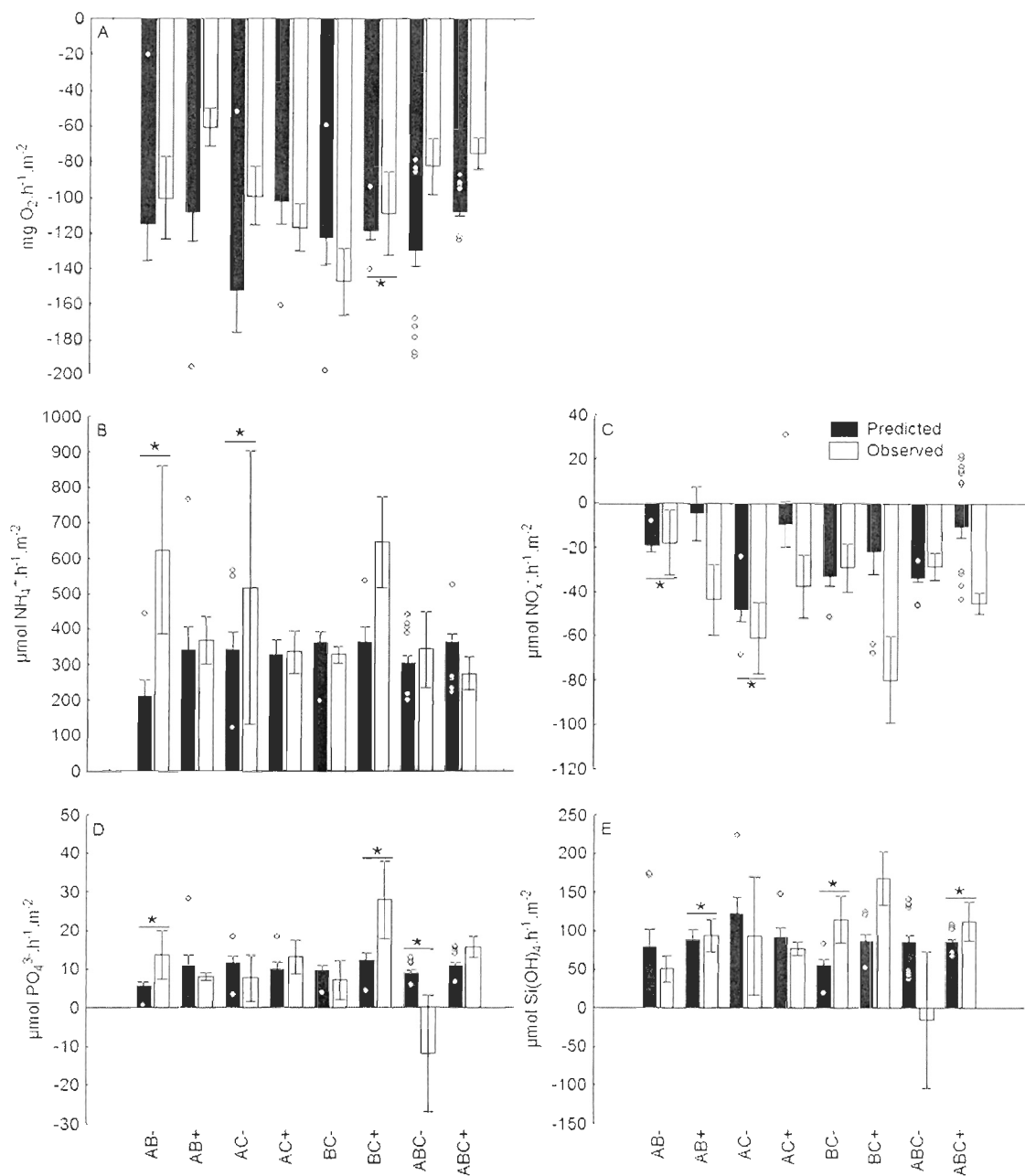


Figure 1. 4: Estimation of interactions between macrofaunal species. Predicted and observed mean (\pm SE) fluxes of (A) O_2 , (B) NH_4^+ , (C) NO_x^- , (D) PO_4^{3-} and (E) Si(OH)_4 across the sediment-water interface for each combination (AB, AC, BC and ABC) of macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). “+” and “-” indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture. * indicates a significant difference ($P < 0.05$) between predicted and observed values. Circles represent outlier values.

Table I. 5: Comparison of predicted and observed performance. Results of Snedecor-Fisher tests comparing observed (obs) to predicted (pred) performance for all combinations of species in presence (with) or not (without) of the meiofauna mixture. A: *Mya arenaria*, B: *Macoma balthica*, C: *Alitta virens*. Data^(a) were log transformed.

		AB obs/pred	AC obs/pred	BC obs/pred	ABC obs/pred
Meiofauna		F(2,8)	F(2,8)	F(2,8)	F(2,26)
O ₂	Without	0.40	0.17	0.54	0.33
	With	0.69	0.85	11.35**	0.88
NH ₄ ⁺	Without	8.82*	19.74**	0.18	3.28
	With	1.23	0.60	1.85	0.57
NO _x ⁻	Without ^(a)	13.41**	12.25**	1.55	1.05
	With	2.20	0.35	1.21	0.14
PO ₄ ³⁻	Without	13.63**	4.52	4.84	69.41***
	With	1.14	2.01	10.96*	1.91
Si(OH) ₄	Without	0.20	4.09	6.22*	0.16
	With	9.51*	0.37	5.28	6.29*

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

meiofauna. Moreover, observed PO_4^{3-} fluxes were significantly higher than expected in assemblages “*M. arenaria* : *M. balthica* without meiofauna” and “*M. balthica* + *A. virens* with meiofauna”, whereas they were lower in assemblage “*M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens* without meiofauna”. Finally, we observed higher fluxes of Si(OH)_4 than expected in assemblages “*M. arenaria* + *M. balthica* with meiofauna”, “*M. balthica* + *A. virens* without meiofauna” and “*M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens* with meiofauna”.

Sediment organic matter and bacterial abundances

Faunal richness did not affect sediment bacterial abundances (Table I.4) and the organic matter content (0.8 to 2.5%) was not affected by any of the tested factors (richness, assemblage(richness) and meiofauna). However, we observed a significant effect of the interaction “Assemblage(Richness) x meiofauna” on bacteria from surface sediment (Table I.4), since bacterial abundance was significantly higher in assemblage “*A. virens*” than in the “*M. balthica*” assemblage in presence of the meiofauna mixture (Fig. I.1F). Moreover, the addition of the meiofauna mixture significantly modified bacterial abundances from subsurface and deep sediment (Fig. I.1G,H). Bacterial abundances (Fig. I.1H, Table I.4)) in deep sediment were also significantly modified by the presence of *A. virens*. Finally, bacterial abundances decreased with depth from a mean abundance of 11.8×10^7 bacteria g^{-1} wet weight of sediment in the surface layer (Fig. I.1F) to 9.2 and 8.4×10^7 bacteria g^{-1} wet weight of sediment in subsurface and deep sediments respectively (Fig. I.1G,H).

Multifunctionality

A PERMANOVA testing the responses simultaneously (oxygen and nutrient fluxes, organic content and bacterial abundances) showed a significant effect of the interaction “Assemblage(Richness) x meiofauna”. A pairwise test revealed that responses were significantly different for assemblage “*M. balthica* with meiofauna” than for “*M. balthica* without meiofauna” ($p = 0.047$) and “*M. arenaria* with meiofauna” ($p = 0.046$).

Meiofauna

Factorial ANOVAs showed no effect of macrofaunal richness on meiofaunal abundances, but the assemblage factor (nested in richness) significantly affected the abundance of nematodes, copepods and foraminifera (Table I.2). Indeed, nematodes were significantly less abundant in presence of “*M. balthica* + *A. virens*” than with “*M. arenaria* + *M. balthica*” (Fig. I.1A). Moreover, copepod abundances were increased in presence of *M. arenaria*, whereas the occurrence of *M. balthica* significantly decreased the abundance of foraminifera. Only nauplii abundances were not modified by macrofaunal assemblages present in microcosms.

Significant correlations ($p < 0.05$) were observed between the content of OM and abundance of nematodes and bacteria (surface) ($r = 0.35$ and 0.30 respectively).

DISCUSSION

Biodiversity effect

Most studies attempting to understand the effects of changes in biodiversity on ecosystem functions and services (B-EF) focused on direct measures of properties (ecosystem functions) and tested how biodiversity modified these functions (Loreau et al., 2002; Naeem et al., 2009). Following the definition of Hooper et al. (2005), we used oxygen and nutrient fluxes (rates of processes) and OM content and bacterial abundance (size of compartment) as proxies of ecosystem functioning in this study. Since all microcosms were homogeneous at the beginning of the experiment, the variations in these properties should directly result from the introduction of different combinations of faunal species. However, we did not observe any relationship between macrofaunal richness and measured responses, but other interesting patterns have been revealed.

Biogeochemical fluxes

As observed by Michaud et al. (2005; 2006), *A. virens* was the species most responsible for the variation in biogeochemical fluxes, especially O₂ consumption, measured in microcosms on day 34. The high O₂ consumption associated with the presence of *A. virens* in microcosms can be explained by their high respiration rate (Nielsen et al., 1995) and by the formation of burrows in sediments. This contributes to the oxygenation of deep sediments by bioirrigation and generates a decrease of O₂ concentration in the water column (Kristensen, 1985; Michaud et al., 2005). This modification justifies the classification of *A. virens* in the gallery-diffuser functional group (Michaud et al., 2005; 2006). *M. arenaria* and *M. balthica* are also known to contribute to O₂ consumption in the water column, but to a lesser extent (Michaud et al., 2005).

Most values and range of oxygen and nutrient fluxes reported in our study were comparable to those observed by Michaud et al. (2009) with the same macrofaunal species. Even if our study was not designed to understand all the mechanisms underlying biogeochemical processes (fluxes were not measured continuously throughout the experiment), correlations between the different fluxes can still be detected. Mainly, O₂ consumption led to a release of NH₄⁺, but the O₂ / NH₄⁺ ratio was not affected by any assemblage. This suggests that the introduction of faunal species in microcosms was not inducing changes in net flux stoichiometries, since ratio were not modified (Michaud et al., 2009). This reflects similar reduction conditions of sediment among assemblages. All other correlations between oxygen and nutrient fluxes were probably the result of processes of nitrification / denitrification (mostly true for NO_x⁻) and organism excretions / OM decomposition (mostly true for NH₄⁺ and PO₄³⁻).

In our study, performance (i.e. oxygen and nutrient fluxes) in polyculture (combinations of macrofaunal species) can mostly be predicted from monocultures. Contrarily to Michaud et al. (2009), the effects of species in polyculture were additive. This means that even if one macrofaunal species was in combination with another species, they

were influencing the fluxes the same way, suggesting that non-trophic interactions between species did not modified biogeochemical fluxes. However, certain combinations of macrofaunal species led to weaker fluxes than predicted from the sum of monocultures and this was different following the occurrence of the meiofauna mixture or not. Results of PERMANOVA analyses also showed that all the variables considered simultaneously were affected differently in presence or absence of the meiofaunal mixture. This suggests that meiofauna could play a very important role when considering the non-trophic interactions between macrofaunal species and their impact on ecosystem functioning.

Meiofauna and OM / bacteria

Marine meiofauna are often neglected even though they represent an important faunal component in terms of abundance (10^5 to 10^6 individuals m^{-2}) (Giere, 2009). In this study, only nematodes can be considered as a added group, as all others (copepods, nauplii and foraminifera) also occurred in treatments without meiofaunal mixture introduction. The occurrence of meiofauna can create biogeochemical modifications in sediments (Aller & Aller, 1992). We observed an increase in PO_4^{3-} release at the water-sediment interface in treatments where the meiofaunal mixture was introduced. Nematodes are known to have a great effect on solute fluxes and aerobic decomposition reaction rates (Rysgaard et al., 2000), partly because meiofaunal grazing stimulates bacterial growth (Gerlach, 1978) and also because their presence enhances sediment porosity and oxygenation (Aller & Aller, 1992). The OM is then decomposed by bacteria under aerobic conditions and could contribute significantly to a release of PO_4^{3-} in the water column (Sundby et al., 1992).

In our experiment, nematode abundances increased with an increase in OM content. Moreover, we observed higher bacterial abundances when OM content was higher, as reported by Rysgaard et al. (2000). In the St. Lawrence estuary, nematodes are mainly deposit and epigrowth-feeders (Tita et al., 2002) and these meiofaunal organisms are known to be regulated by the amount of OM, mainly because they feed on bacteria (and benthic diatoms) which are associated with OM (Coull, 1999). Nematodes principally

depend on food available in the system. Therefore, an increase in OM likely provides food for more nematodes via bacteria (Fig. 1.5).

The presence of nematodes in microcosms did not lead to a decrease in bacterial abundance, even if they feed on them. Accordingly, many studies have already shown that bacterial abundances are generally not correlated with meiofauna (Epstein & Shiaris, 1992; Montagna et al., 1983; Pascal et al., 2008). Van Oevelen et al. (2006) suggested that only 3 % of the total bacterial production is grazed by meiofauna and 24 % by macrofauna; the primary fate of bacterial production being mortality (65 %). Moreover, non-trophic activities of meiofauna like bioturbation and excretion of products (faeces, mucus, etc.) induce a bacterial productivity which would not exist without them (Gerlach, 1978). All of this then contributes to a positive correlation between nematodes and bacterial abundances in our study. Finally, foraminiferans, copepods and nauplii from the sediment are known to be less dependent on bacterial resources than nematodes since they mainly feed on

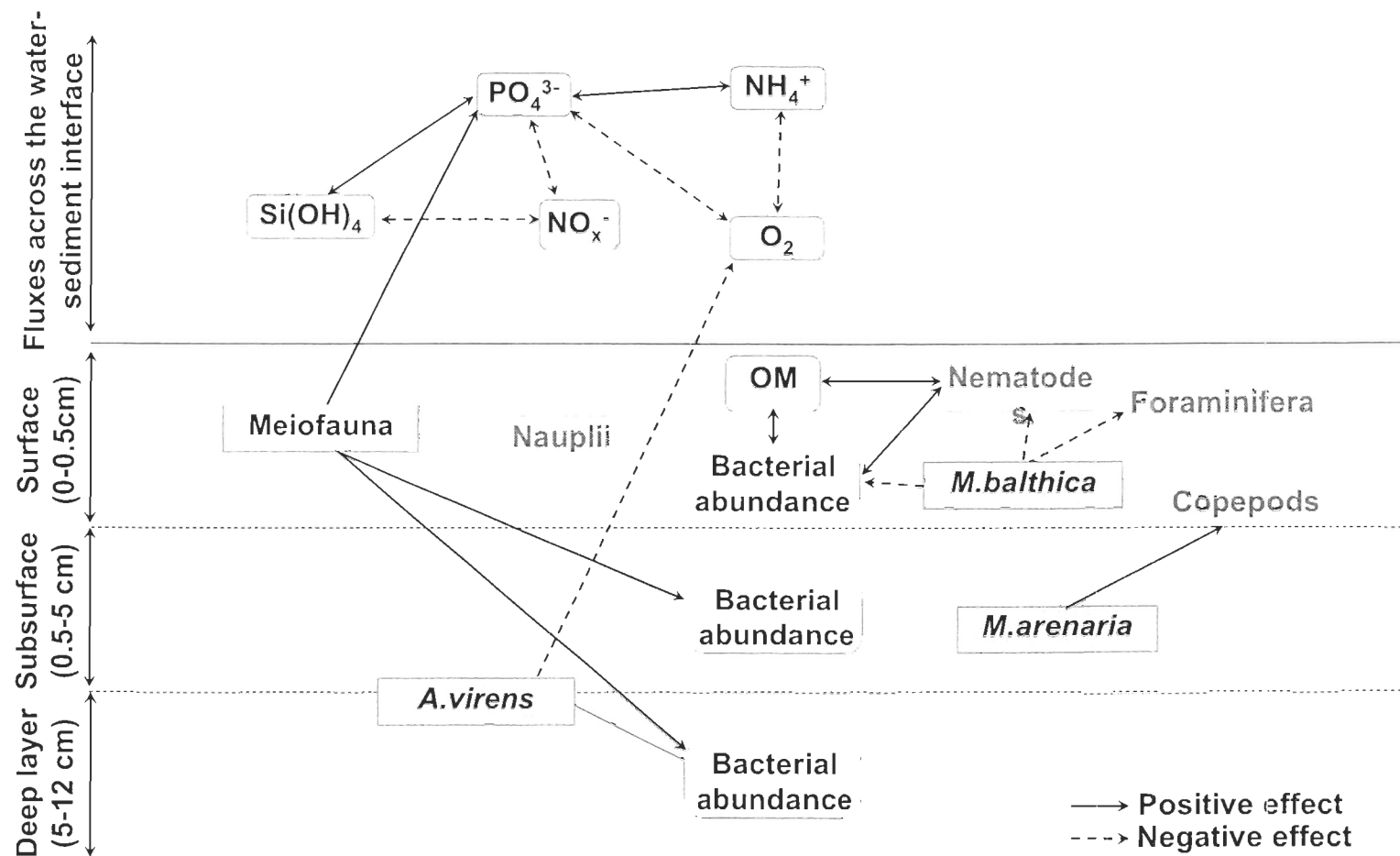


Figure I. 5: Synthesis of the main significant interactions observed between fauna and measured processes. Macrofauna was composed of *Alitta virens*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria*; meiofauna was divided into 4 taxa: nematodes, foraminifera, copepods and nauplii and bacterial abundance was measured in surface (0-0.5 cm), subsurface (0.5-5 cm) and deep sediment (5-12 cm). Fluxes of O_2 , NH_4^+ , NO_x^- , PO_4^{3-} and $Si(OH)_4$ were measured across the sediment-water interface. Arrows represents a positive (solid arrow) or negative (dotted arrow) relationship between the two related components.

microphytobenthos (Coull, 1999; 2008a; Pascal et al., 2008b). However, these 3 taxa, as for nematodes, also change their environment, to some extent, through non-trophic activities (e.g. bioturbation, excretion) which enhance bacterial activities and abundances (Gerlach, 1978).

Even if macrofauna and meiofauna feed upon the same food resources, there is no real competition for food since meiofauna contribute in increasing the amount of their own food (bacteria) (Gerlach, 1978). Ólafsson et al. (1993) observed a decrease in copepod density in the presence of *M. balthica*, probably due to food competition, but we did not see this phenomenon in our study. On the contrary, copepod abundance in surface sediment increased with the presence of *M. arenaria*. We hypothesized that this meiofaunal taxon could have been introduced along with *M. arenaria*, since copepods can accumulate inside and around siphons (personal observation). This would constitute a non-trophic interaction between these two groups of species, since *M. arenaria* facilitate the presence of copepods.

Macrofauna and sediments

Surface sediments were significantly affected by the occurrence of *M. balthica*, a deposit or suspension feeder depending on environmental conditions (Ólafsson, 1986). In laboratory conditions, *M. balthica* mainly feeds at the water-sediment interface (Hummel, 1985), which is also what we observed visually during this study. This feeding mode contributed to the significant decrease in bacterial, nematode and copepod abundance in surface sediments. Moreover, *M. balthica* keeps the sediment surface clean of microalgal mats and bacteria (significant decrease of abundance) by grazing, which probably induced a non-trophic reduction of the abundance of the major meiofaunal taxa, i.e. nematodes and copepods (Ólafsson et al., 2005).

The occurrence of fauna in microcosms also modified deeper sediments. As already discussed, the bioturbation and bioirrigation by *A. virens* enhanced the penetration of oxygen deep into the sediments (Kristensen, 1985). Although not significant, O₂ fluxes in

the overlying water and bacterial abundances in deep sediments were negatively correlated, which shows that the increase of bacterial abundances in deep layers could be linked to the sediment oxygenation by *A. virens*. In laboratory conditions, Goñi-Urriza et al. (1999) also observed an increase of bacterial abundances associated to bioturbation. The same pattern could explain the increase of bacterial abundances in subsurface and deep sediments with the presence of meiofauna (in surface sediment and probably along borrow walls) which increased porosity and oxygenation (Aller & Aller, 1992).

Benefits of the multiple approach

Our study highlights the importance of considering all the components of a community to understand the effects of biodiversity change on ecosystem functioning and, hence, the utility of using a multiple approach. Even though the functional approach requires knowledge of the ecology of each species to classify them in the appropriate functional group (Michaud et al., 2009; Petchey et al., 2009), this approach was revealed as being of great interest since changes in function have mostly been linked to species traits. Indeed, ecosystem properties like OM content and biogeochemical fluxes were mainly related to the feeding and burrowing modes of species, respectively. This observation was made possible by studying different functions simultaneously, which underlined the necessity of the multi-functionality approach (Isbell et al., 2011). Moreover, because different species are present in a community, it is very important to study their interactions since the introduction or loss of species could have a strong impact on trophic and non-trophic relations between species (e.g. bacterial abundance and *A. virens*), and could consequently affect ecosystem functioning. Finally, the vertical biodiversity studied here (with different trophic levels) greatly increases the reliability of results presented compared to horizontal biodiversity (one trophic level), especially when describing natural benthic communities.

CONCLUSION

This study has underlined the high complexity of the *Macoma balthica* community. Macrofaunal species richness did not lead to the modification of ecosystem function as observed previously. However, the addition of fauna of another size-class (i.e. meiofauna) was shown to have a strong (though inconsistent) impact on macrofauna and on ecosystem functioning. Each functionally different macrofaunal species played a role in this environment and interacted with other functionally different macrofaunal species through trophic and non-trophic relations as predicted by previous studies, but the occurrence of the meiofauna mixture modified the interactions between macrofaunal species, and therefore their impact on ecosystem properties. The meiofaunal compartment that often is poorly studied represented the most important input of this study and should be considered in future studies to understand the benthic system in its entirety.

Finally, the use of a multiple approach (species traits, species interactions and multiple processes) was revealed as being a major tool to understand much better ecosystem functioning, which would not have been the case with the use of only one of these approaches. For this reason, we highly encourage future studies to consider this type of approach. The more realistic results obtained through a multiple approach will be essential if we are to understand the ecological impacts of biodiversity change.

CHAPITRE 2

ROLE DE LA BIODIVERSITE ET DES TRAITS SPECIFIQUES DES ESPECES BENTHIQUES SUR LE COMPARTIMENT MICROBIEN

RÉSUMÉ

La relation entre biodiversité et fonctionnement de l'écosystème (B-FE) est un sujet d'intérêt majeur depuis les deux dernières décennies, principalement en raison de l'augmentation de l'extinction mondiale des espèces. Suivant les études, la biodiversité (richesse spécifique) ou les traits spécifiques des espèces sont considérés comme de bons prédicteurs des changements des fonctions de l'écosystème. Cependant, cette question a rarement été considérée dans les systèmes benthiques. Ainsi, nous avons utilisé la communauté à *Macoma balthica* comme modèle pour tester si le nombre et / ou l'identité des espèces macrofauniques modifient l'abondance et l'écologie des bactéries dans les sédiments. De plus, nous avons testé si la présence de la méiofaune, constituée d'organismes dont la taille est intermédiaire à celle de la macrofaune et des bactéries, influence aussi ce système benthique, et plus spécifiquement le compartiment microbien. Les expériences ont été réalisées en condition contrôlées en utilisant 3 espèces de la macrofaune (*Alitta* (précédemment *Nereis*) *virens*, *Macoma balthica* et *Mya arenaria*). Huit combinaisons de 0 à 3 espèces de macrofaune présentant des traits fonctionnels différents ont été maintenues dans des microcosmes durant 34 jours en présence ou non de méiofaune. L'abondance bactérienne et le pourcentage relatif de cellules avec un élevé (HNA) ou faible (LNA) contenu en acide nucléique, utilisé comme indicateur de la taille des cellules et / ou la structure des communautés microbiennes, ont été mesurés. Les traits spécifiques des espèces macrofauniques (ex : modes de bioturbation et de nutrition) étaient de meilleurs indicateurs des changements du compartiment microbien (abondance et %

HNA) que la richesse spécifique elle-même. La forte bioturbation associée à *A. virens* semble induire des changements dans les propriétés physiques et chimiques des sédiments, avec un impact majeur sur le compartiment bactérien. De plus, la présence de méiofaune dans les microcosmes a eu un fort impact sur la macrofaune et les bactéries. En effet, nous avons noté des changements à la fois de l'abondance et de la composition spécifique / taille des bactéries lors de l'introduction de la méiofaune, suggérant des changements dans le comportement de la macrofaune. De travaux supplémentaires sont encore nécessaires pour mieux comprendre la relation B-FE dans les environnements benthiques marins et notre étude suggère fortement de considérer la méiofaune dans des études futures afin de mieux comprendre les systèmes benthiques dans leur globalité.

Ce deuxième article, intitulé « *Role of benthic biodiversity and species-specific traits on the microbial compartment* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Philippe Archambault et Christian Nozais. Il sera soumis durant l'automne 2012 aux éditeurs de la revue *Marine Ecology Progress Series*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique, le développement de la méthode et du plan d'expérience, l'exécution des expériences en laboratoire, l'analyse des échantillons, l'exécution des tests statistiques et la rédaction de l'article. Le professeur Philippe Archambault, second auteur, a contribué à l'idée originale, a aidé au développement de la méthode et à l'approche statistique ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur Christian Nozais, troisième auteur, a aidé à la recherche bibliographique, au développement de la méthode, ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée lors du séminaire 2 de ce doctorat.

ROLE OF BENTHIC BIODIVERSITY AND SPECIES-SPECIFIC TRAITS ON THE MICROBIAL COMPARTMENT

ABSTRACT

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning (B-EF) has become of major interest during the two last decades, mainly because of the increase in species extinctions worldwide. Depending on the study, biodiversity per se (i.e. species richness) or species-specific traits have been considered as being good predictors of change in ecosystem functions, but this has rarely been addressed in benthic systems. Here, we use the *Macoma balthica* community as a model to test whether the number of macrofaunal species and / or the identity of these species were influencing sediment bacterial abundance and ecology. Moreover, we tested whether the occurrence of meiofauna, which are of intermediate size between macrofauna and bacteria, was also influencing this benthic system, and especially the microbial compartment. Experiments took place under controlled conditions using three macrofaunal species (*Alitta* (formerly *Nereis*) *virens*, *Macoma balthica* and *Mya arenaria*). Eight combinations of 0 to 3 macrofaunal species from 3 different functional groups were maintained in microcosms for 34 days with or without added meiofauna. The abundance of bacteria and the relative percentage of cells with a high (HNA) vs low nucleic acid (LNA) content, used as a proxy of cell size and / or community structure, were measured. Species-specific traits (i.e. bioturbation, feeding modes) of macrofaunal species were better indicators of changes in the microbial compartment (both abundance and %HNA) than species richness per se. The strong bioturbation associated with *A. virens* likely induced changes in physical and geochemical properties of sediments with a major impact on the bacterial compartment. Moreover, the occurrence of meiofauna in microcosms had a strong impact on macrofauna and bacteria. Indeed, we noted changes both in abundance and in composition and / or size of bacterial

cells when meiofauna was introduced, suggesting changes in macrofaunal behaviour. Our results highly suggest that the meiofauna component should be considered in future studies to improve our understanding of the benthic system globally.

KEYWORDS: benthic community; microbial abundance; high nucleic acid content; meiofauna; *Alitta virens*; *Mya arenaria*; *Macoma balthica*

INTRODUCTION

Following current concerns of high species extinction rates, many studies have attempted to understand and predict the effects of biodiversity change on ecosystem functions and services (hereafter B-EF) (Loreau et al., 2002; Naeem et al., 2009). Most of these studies tested how changes in species richness per se modified ecosystem properties (i.e. size of compartment and rates of processes) (Hooper et al., 2005) but they also discussed about the effects of species-specific traits on these functions (i.e. ecosystem properties) based on their ecology. In terrestrial environments, and especially in soil research, properties used to measure ecosystem functioning (e.g., decomposition rate, organic matter dynamic, nutrient uptake, etc.) are generally more dependent on species-specific traits than on species richness per se (Hooper et al., 2005). The marine environment has been much less studied in this regard (Giller et al., 2004). Ieno et al. (2006) showed that an increase in benthic species richness enhanced nutrient regeneration, but that each species seemed to contribute differently to nutrient regeneration processes depending on their bioturbation activities. In other studies, the manipulation of marine invertebrate species richness and composition led to the conclusion that differences between measured functions were only attributed to the species-specific traits (Karlson et al., 2010; Norling et al., 2007). O'Connor and Crowe (2005), in their study on tidepools, even concluded that different species played idiosyncratic roles, which explains why no relationship between species richness and ecosystem functioning was found.

As mentioned by Solan et al. (2008), there is a need to distinguish between the different aspects that regulate the observed level of functioning: the supply of an ecosystem service (e.g. nutrient availability), the ecosystem function that contributes to this service (e.g. nutrient regeneration) and the mechanistic processes behind it (e.g. bioturbation intensity) (de Groot, 2006). Solan et al. (2008) demonstrated that bioturbation processes are positively affected by species richness. However, the link between mechanisms (e.g. bioturbation) and function (e.g. nutrient flux) is probably not direct (Solan et al., 2008) and

modifications in nutrient fluxes related to increasing species richness are therefore not always observed (Mermillod-Blondin et al., 2005). For this reason, Mermillod-Blondin et al. (2005) suggested that functional traits of benthic species, defined according to bioturbation mode, depth of burrowing and feeding behaviour, could be more efficient than species richness per se in predicting the impact of biodiversity change on certain ecosystem processes. Mouillot et al. (2011) also demonstrated that species functional identity and functional divergence among species are more important than species richness per se for predicting the effect of biodiversity change on ecosystem multifunctionality. Functional biodiversity should then be carefully considered when taking into account the effect of biodiversity on ecosystem function, especially in bioturbated sediments (Ieno et al., 2006; Mermillod-Blondin et al., 2005; Norling et al., 2007; Raffaelli, 2006).

Most B-EF research focused on direct measures of properties (ecosystem functions) like productivity, decomposition rate and nutrient cycling to test how biodiversity modified these functions (Hooper et al., 2005). In soil studies, Zak et al. (2003) have used the characteristics of the bacterial compartment (e.g., biomass, respiration) as ecosystem functions and tried to understand what are the effects of plant biodiversity on this compartment. They concluded that increasing plant biodiversity significantly increased bacterial biomass and respiration and also modified bacterial composition (Zak et al., 2003). However, this modification of the microbial compartment would be mainly due to the higher levels of plant production associated with greater biodiversity than from plant biodiversity per se (Zak et al., 2003). In marine systems, Mermillod-Blondin et al. (2005) demonstrated that the strong bioturbation activities of *Nereis diversicolor* in sediment eclipsed the effect of the other studied macrofaunal species. Thereby, the occurrence of *N. diversicolor* increased the total active bacteria abundance and also reduced the activity of sulphate-reducing bacteria. Michaud et al. (2009) also observed the same trend due to the presence of macrofauna which indirectly oxygenate the sediment through bioturbation, and in turn affect the bacterial compartment. However, these studies considered mainly the species-specific traits and did not test directly the effect of species richness on the microbial compartment (Mermillod-Blondin et al., 2005; Michaud et al., 2009).

The meiofauna, which constitute a link between smaller (e.g. autotrophic bacteria) and larger organisms (e.g. macrofauna) in benthic sediments, has been often omitted in regard to B-EF (Giere, 2009). These organisms can also contribute to modifying their environment (e.g. bacteria and benthic diatom abundances) (Coull, 1999) and are highly dependent on macrofaunal species (Braeckman et al., 2011). Indeed, the presence of macrofauna can create new niches for meiofauna (Ólafsson, 2003), which can consequently modify the bacterial compartment within these new structures. The aim of this paper was to use macrofaunal species with different functional traits in the presence or absence of meiofauna to test whether biodiversity (species richness) and/or species-specific traits affected the microbial compartment (both abundance and composition / activity). We also tested if other predictors such as macrofaunal biomass, abundance or advection rate (vertical bioturbation) could explain modifications in the microbial compartment. We hypothesised that functional biodiversity is a good predictor of changes in the microbial compartment and that macrofaunal species with different functional traits should influence sediment bacterial abundance and activity in different ways through their different bioturbation and feeding activities. Moreover, we expected that the presence of meiofauna will modify the effect of macrofauna on the microbial compartment.

METHODS

The *Macoma balthica* community

The *M. balthica* intertidal community from the St. Lawrence estuary (Desrosiers & Brêthes, 1984) presents great advantages when studying B-EF since it contains few species. Each one of the 3 main macrofaunal species is already well known and presents different functional traits. The omnivorous polychaete *Alitta virens* is a gallery-diffuser and mainly modifies sediment geochemical conditions (Michaud et al., 2005; Michaud et al., 2006;

2009; Nielsen et al., 1995). The mollusc *M. balthica*, a biodiffuser, is mainly a deposit-feeder in laboratory conditions (Hummel, 1985; Ólafsson, 1986) and highly interacts with the surface sediment through its feeding mode (Hummel, 1985). Finally, the bivalve *Mya arenaria* strongly affects the overlying water due to its suspension feeding mode (Forster & Zettler, 2004), but this biodiffuser can also modify sediment characteristics by changing biogeochemical conditions of sediment (Hansen et al., 1996; Michaud et al., 2006).

Sampling site and organisms

All organisms and sediments were randomly collected along the Pointe-au-Père intertidal area (48°31'N, 68°28'W), located on the south shore of the St. Lawrence maritime estuary. About 1.2 dm³ of sediments sampled with a grab (from the top 10 cm surface layer) were sieved onto a 1 mm mesh (to exclude largest particles and macrofauna) and frozen at -20°C for 1 month to exclude most of the meiofauna (Quaresma et al., 2004), i.e. by significantly decreasing the abundance of nematodes (cf. Chapter I). We also collected three macrofaunal species (*A. virens*, *M. balthica*, *M. arenaria*) and a mixture of meiofauna (size < 500 µm), living in the first 2.5 cm sediment layer. The meiofaunal distribution by taxon was very comparable to that of natural environments (Coull, 1999), since 70 % of organisms were nematodes, 25 % copepods and nauplii, and less than 5 % were foraminiferans. All organisms were then acclimated for 15 days under controlled conditions (Temperature: 12 ± 1°C, Salinity: 27, Photoperiod: 12h light/12h dark). The whole experiment was conducted in the marine laboratory of the Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER, Pointe-au-Père - Canada) from July 8 to August 17, 2008.

Microcosms and experimental setup

Experimental design. The experimental design (Table II.1) consisted in 8 treatments: the control (X) (no macrofaunal species), 3 treatments of monoculture (*M. arenaria* (A), *M. balthica* (B), *A. virens* (C)), 3 treatments with combinations of 2 species (AB, AC, BC) and finally 1 combination of 3 macrofaunal species (ABC). These 8 treatments were

reproduced with 2 levels of meiofauna (with or without). Finally, each treatment and level was triplicated. A total of 48 microcosms was used during this experiment.

Table II. 1: Biovolume, partial and total abundance, species richness, biomass and estimated advection coefficient¹ for each treatment (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*). ¹Data values were estimated from Michaud (2006).

Treatment	Biovolume (mL \pm SD)	Abundance				Species richness	Biomass (g \pm SD)	Advection (%.y ⁻¹ \pm SD)
		A	B	C	Total			
<i>Without meiofauna</i>								
X	0	0	0	0	0	0	0	0
A	11.9 \pm 0.7	6	0	0	6	1	16.1 \pm 1.5	0.06 \pm 0.11
B	9.2 \pm 0.7	0	24	0	24	1	12.2 \pm 0.9	0
C	8.6 \pm 0.8	0	0	12	12	1	5.2 \pm 0.9	3.42 \pm 0.11
AB	10.9 \pm 0.5	3	12	0	15	2	15.3 \pm 1.9	0
AC	10.9 \pm 0.5	3	0	6	9	2	11.9 \pm 1.6	1.67 \pm 0.76
BC	9.2 \pm 0.5	0	12	6	18	2	10.2 \pm 0.3	1.75 \pm 0.35
ABC	10.4 \pm 0.7	2	8	4	14	3	13.5 \pm 1.6	2.23 \pm 0.37
<i>With meiofauna</i>								
X	0	0	0	0	0	0	0	0
A	11.0 \pm 0.9	6	0	0	6	1	15 \pm 1.0	0.06 \pm 0.11
B	8.8 \pm 1.2	0	24	0	24	1	12.3 \pm 1.2	0
C	9.5 \pm 1.1	0	0	12	12	1	6.9 \pm 0.8	3.42 \pm 0.11
AB	10.7 \pm 0.6	3	12	0	15	2	15.2 \pm 0.5	0
AC	9.7 \pm 1.0	3	0	6	9	2	10.4 \pm 0.8	1.67 \pm 0.76
BC	9.0 \pm 0.6	0	12	6	18	2	10.1 \pm 1.3	1.75 \pm 0.35
ABC	10.3 \pm 0.4	2	8	4	14	3	12.5 \pm 0.1	2.23 \pm 0.37

Day 1: Microcosm set-up. Each of the 48 microcosms was made of an opaque PVC tube (diameter: 10 cm, length: 21 cm) closed hermetically at the bottom. It was initially filled with homogenised and thawed sediment to a height of 15 cm and subsequently filled with a 6 cm layer of filtered seawater (<60 µm) via a flow-through system. Water was introduced at a slow rate to homogenize the water column without resuspending sediments. Each microcosm was then closed with a nylon mesh of 500 µm on top, allowing water to overflow and avoiding the escape of macrofauna. Microcosms were then acclimated for 17 days to allow biogeochemical stabilisation and stratification of sediments (Verrhiest et al., 2002).

Day 18: Introduction of organisms. Sixteen combinations (all combinations of 0 to 4 species) of organisms were introduced into the cores (triplicates) (Table II.1). We followed the protocol of Michaud et al. (2005; 2006; 2009) to have equal biovolumes of organisms occupying the sediments within each core. The densities of organisms were comparable to natural densities from the St Lawrence estuary (Mermillod-Blondin et al., 2003). We chose organisms with approximately same biovolumes (Persoone, 1971) for each individual of the 3 macrofaunal species and measured their biomass. The total biovolume in each core was close to 10 mL (Table II.1). Since meiofauna is difficult to separate from the sediment, we introduced 25 mL of sediment containing meiofauna or 25 mL of defaunated sediment (-20°C) (Van Duyl et al., 1992) depending on the treatment. The difference between cores was not due to the introduction of sediment but to the occurrence or not of meiofauna, mainly nematodes (>70%). The biomass of meiofauna introduced to cores was considered as negligible.

Day 34: Sediment sampling. At the end of the experiment, sediment from the 0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8 and 9-10 cm layers was sampled. Abundances of extractible bacteria and % high nucleic acid (HNA) were then analysed by flow cytometry. Here, the %HNA is used as a proxy of changes in microbial ecology, since higher nucleic acid content may indicate increased bacterial size and/or activity (Bouvier et al., 2007). One mL of each sediment layer was inserted in a 15 mL Corning tube and fixed with 4 mL

of filtered (0.2 μm) 2 % formaldehyde in seawater. We then used an extraction protocol to separate bacteria from the sediment. First, we filled tubes to 10 mL with filtered seawater (0.2 μm) and added 500 μl of 100 mM sodium pyrophosphate. Tubes were then submitted 3 times to vortexing (1 min) and sonication (10 min), and were finally centrifuged during 5 minutes (3000 rpm, 20°C). The supernatant was removed and kept in a 50 mL Corning tube. A second extraction was then applied to sediments (same protocol) and the second supernatant liquid was mixed to the first one. Samples were then analysed by flow cytometry following the method of Belzile et al. (2008).

Advantages of the flow cytometry method

Flow cytometry (FCM) has become a very powerful, fast and easy tool to study natural microbial communities, especially to measure bacterial abundances (Gasol & Del Giorgio, 2000; Hammes & Egli, 2010). Two groups of cells can be separated by FCM which are HNA (high nucleic acid) and LNA (low nucleic acid) content bacteria. HNA cells are generally distinct from LNA cells by higher fluorescence intensity (nucleic acid content=NA content) and cell size (SSC=sideward scatter) (Wang et al., 2010). Two main hypotheses have been proposed to explain the occurrence of 2 fractions of bacteria (HNA/LNA). According to the first hypothesis, LNA cells originate from the inactivation of HNA cells (Gasol et al., 1999; Lebaron et al., 2001; Servais et al., 2003). However, these authors generally observe a strong separation between the two fractions which should be gradual and thereby, partially discriminate this hypothesis (Bouvier et al., 2007). The second hypothesis suggests intrinsic differences in composition between HNA and LNA cells (i.e. different communities). This hypothesis would explain the strong discrimination between the 2 fractions, but molecular analyses did not reveal significant differences in bacterial compositions between LNA and HNA cells (Servais et al., 2003). Bouvier et al. (2007) rather suggest that HNA and LNA cells are neither active or inactive, nor two distinct communities but that they may be cells that are intrinsic to each fraction and cells that may exchange between fractions. For this reason, in this study we used %HNA as a proxy of changes in microbial ecology (size of cells and/or activity).

Advection coefficient

The values of particle advection, which reflect the rate of vertical bioturbation due to organisms, were extracted from Michaud (2006). Treatments without meiofauna were not used in Michaud (2006), but we expected them to be similar to treatments with meiofauna. Indeed, the advection rate in presence of meiofauna equalled $0 \text{ \%} \cdot \text{year}^{-1}$, suggesting no difference in advection rates with or without meiofauna introduction. Moreover, since our experiment followed the same protocol and species as in Michaud (2006) (same species, abundance, microcosms), we are confident that advection coefficient variations among treatments were equivalent in our experiment.

Statistical analyses

Bacterial abundance and %HNA were analysed using factorial ANOVAs including the effect of species richness (4 levels: 0, 1, 2, 3 macrofaunal species), treatment nested in richness (8 levels: X, A, B, C, AB, AC, BC, ABC), meiofauna (2 levels: with and without), depth (8 levels: 0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm) and interactions. Homogeneity of variances was determined visually on the residuals, and normality was tested using Shapiro-Wilk's test. Normality was not reached for both bacterial abundance and %HNA. However, we tested different transformations (e.g. log, square root, etc.) and performed analyses on ranks, and they all provided the same significant results. Therefore, because ANOVA are known to be robust to slight departure of normality when the design is balanced (Quinn & Keough, 2002), we expect these results to be reliable. We used a Fisher LSD post-hoc test when a source of variation was significant in order to identify differences in factors (Day & Quinn, 1989).

To test the effect of additivity between macrofaunal species on bacterial abundance and %HNA, we calculated predicted performance from observed values issued from monocultures of each species. For example, predicted performance of AB was $(A+B)/2$ (Michaud et al., 2009). We used a two-way ANOVA to test the effect of additivity (predicted vs. observed values) and depth (8 levels) on bacterial abundance and %HNA in

presence or absence of the meiofauna mixture. Data were transformed to satisfy homogeneity and normality assumption when necessary (see details where appropriate).

The effect of species diversity, advection coefficient, organism abundance and biomass on bacterial abundance and %HNA were tested with multiple linear regressions (forward stepwise procedure). Multicollinearity was tested, homogeneity of variances was determined visually on the residuals, and normality was verified using Shapiro-Wilk's test. Data were transformed if necessary (see details where appropriate).

RESULTS

Figure II.1 and II.2 show profiles of bacterial abundances and %HNA. A mean abundance of 11.8×10^7 bacteria. g^{-1} wet weight sediment was observed in the surface layer (0-0.5 cm), with values decreasing to a mean of 8.11×10^7 bacteria. g^{-1} wet weight sediment in deep sediments (9-10 cm) (Fig. II.1). Percentage of HNA showed the same tendency from 90.4% in the 0-0.5 cm layer (Fig. II.2) to 85.6% in the 9-10 cm sediment layer (Fig. II.2).

Factorial ANOVAs revealed that bacterial abundance was not affected by macrofaunal richness, but was significantly modified by other factors such as treatment (nested in richness), meiofauna and depth (Table II.2). Treatments "*A. virens*" and "*M. balthica* + *A. virens*" were significantly different (higher bacterial abundances) from other treatments and controls, and the occurrence of meiofauna strongly increased bacterial abundance. We also observed that surface sediments (0-2 cm), and especially the 0-0.5 cm layer, presented abundances which were significantly greater from deeper layers (3-10 cm).

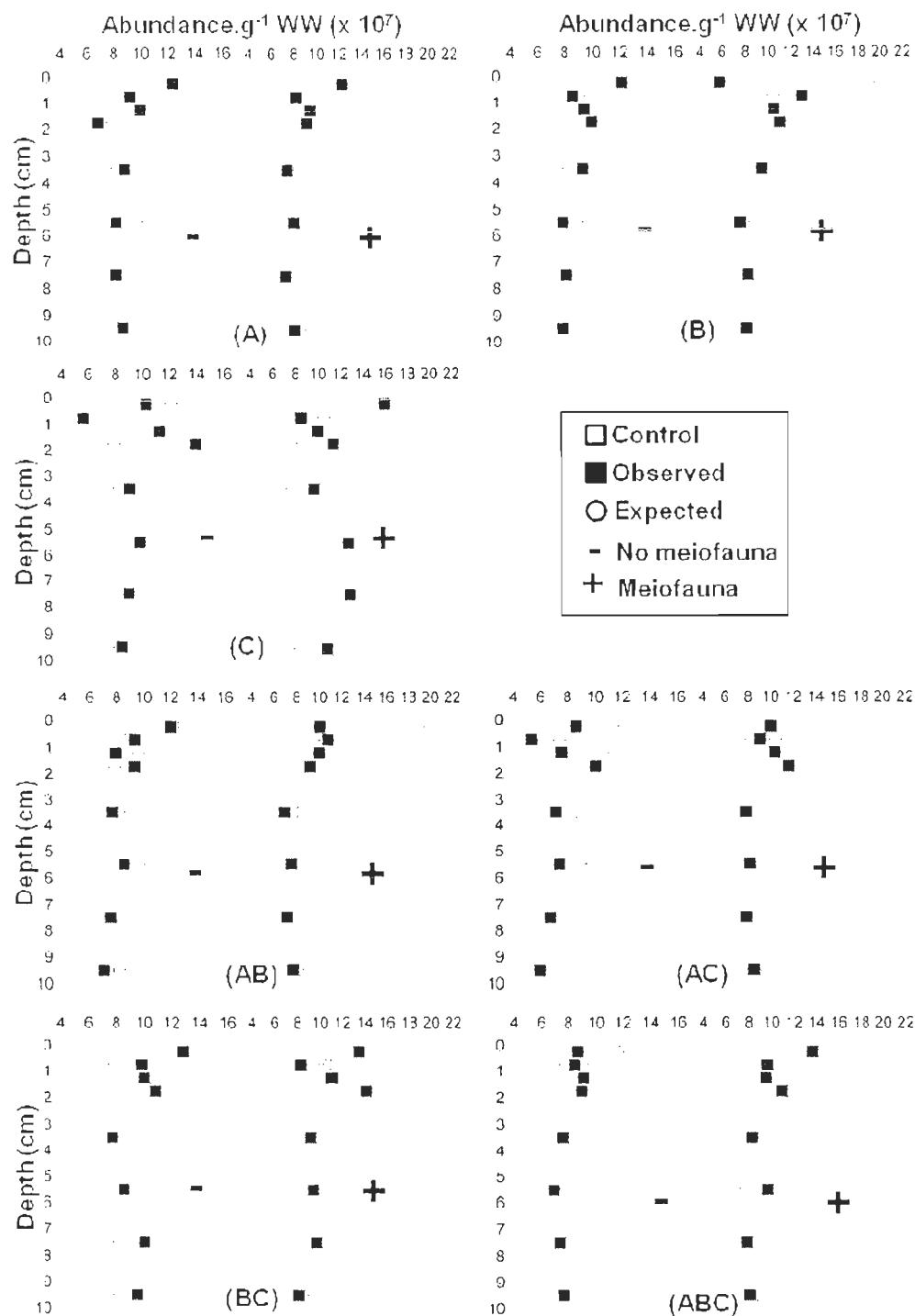


Figure II. 1: Depth profiles of bacterial abundances (means \pm SE) for 7 treatments of 1 to 3 macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*, A+B, A+C, B+C and A+B+C). "+" and "-" indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture in treatments. Predicted values were calculated from observed bacterial abundances measured in monoculture.

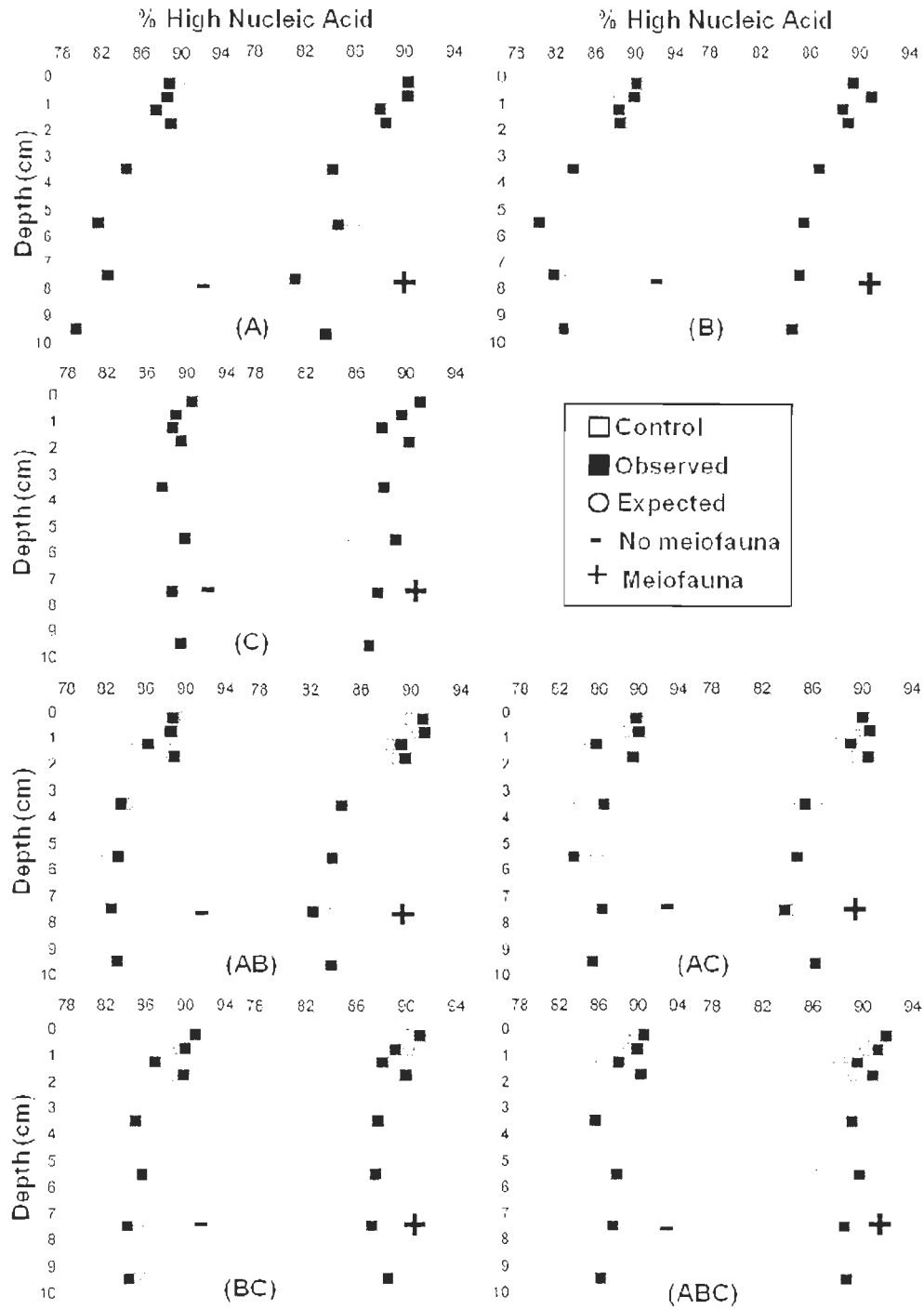


Figure II. 2: Depth profiles of % high nucleic acid (means \pm SE) for 7 treatments of 1 to 3 macrofaunal species (A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*, A+B, A+C, B+C and A+B+C). “+” and “-” indicate respectively the presence or absence of the meiofauna mixture in treatments. Predicted values were calculated from observed % high nucleic acid measured in monoculture.

Table II. 2: Results of factorial ANOVAs testing the effects of species richness (4 levels: 0, 1, 2, 3 macrofaunal species), treatment (nested in richness) (8 levels: X, A, B, C, AB, AC, BC, ABC), meiofauna (2 levels: with and without), depth (8 levels: 0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm) and their interactions for bacterial abundance and % high nucleic acid (%HNA).

Source of variation	df	Abundance		% HNA	
		SS ($\times 10^{16}$)	F	SS	F
Richness (Ri)	3	0.25	1.23	178	11.46 ***
Treatment(Ri) (Tr(Ri))	4	1.73	6.51 ***	341	16.53 ***
Meiofauna (Me)	1	0.66	9.88 ***	87	16.93 ***
Depth (De)	7	5.83	12.54 ***	1445	39.98 ***
Tr (Ri) x Me	4	0.52	1.97	32	1.55
Tr (Ri) x De	28	2.47	1.33	284	1.96 ***
Ri x Me	3	0.10	0.51	12	0.79
Ri x De	21	1.78	1.28	101	0.93
Me x De	7	0.40	0.86	14	0.39
Ri x Me x De	21	1.17	0.84	57	0.52
Tr (Ri) x Me x De	28	2.07	1.11	128	0.89
Error	256	17.00		1322	

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

Factorial ANOVAs also revealed that percentages of HNA were significantly affected by macrofaunal richness, treatment (nested in richness), meiofauna, depth and interaction between treatment (nested in richness) and depth (Table II.2). We observed that macrofaunal richness of 3 species was significantly different from other richness (0 to 2 species) with greater %HNA. Moreover, the interaction between treatment (nested in richness) and depth (Fig. II.3) showed that generally, %HNA from the top sediment (0-2 cm) of a treatment was significantly greater from the %HNA of the deep sediment (3-10 cm) of another treatment. However, %HNA of all sediment layers of treatments "*A. virens*", "*M. balthica* + *A. virens*", "*M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens*" were not significantly different from surface sediment of all other treatments and mostly different from %HNA of deep sediments (except for "*M. balthica* + *A. virens*").

The predicted and observed values of bacterial abundance and % high nucleic acid are shown in Fig. II.1 and II.2 and were used to detect if the effect of polyculture could be distinguished from that of monocultures. Depth was a significant factor in most cases. We also noticed differences between observed and predicted values of bacterial abundance for treatments "*M. arenaria* + *A. virens*" and "*M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens*" without meiofauna and for treatment "*M. balthica* + *A. virens*" with meiofauna (Table II.3). Moreover, predicted and observed %HNA were significantly different for treatments "*M. balthica* + *A. virens*" with meiofauna and "*M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens*" with and without meiofauna (Table II.3).

The abundance of macrofauna, their species richness, biomass and advection coefficient were used as predictors in a multiple regression to explain the variations in bacterial abundance and %HNA (Table II.4). The bacterial abundance was significantly positively correlated to advection, in 1.5-2 cm layers without introduction of meiofauna and in deeper sediment (5-10 cm) with meiofauna. We also observed a negative relationship between bacterial and macrofaunal abundance in surface sediment (0-0.5 cm) and with richness in deep sediment (9-10 cm). Moreover, advection was the best predictor of %HNA

in almost all sediment layers, with or without introduction of meiofauna in treatments. We also observed a negative correlation between biomass and %HNA in 5-6 cm layer without introduction of meiofauna, and a positive relation with species richness in surface sediment with meiofauna.

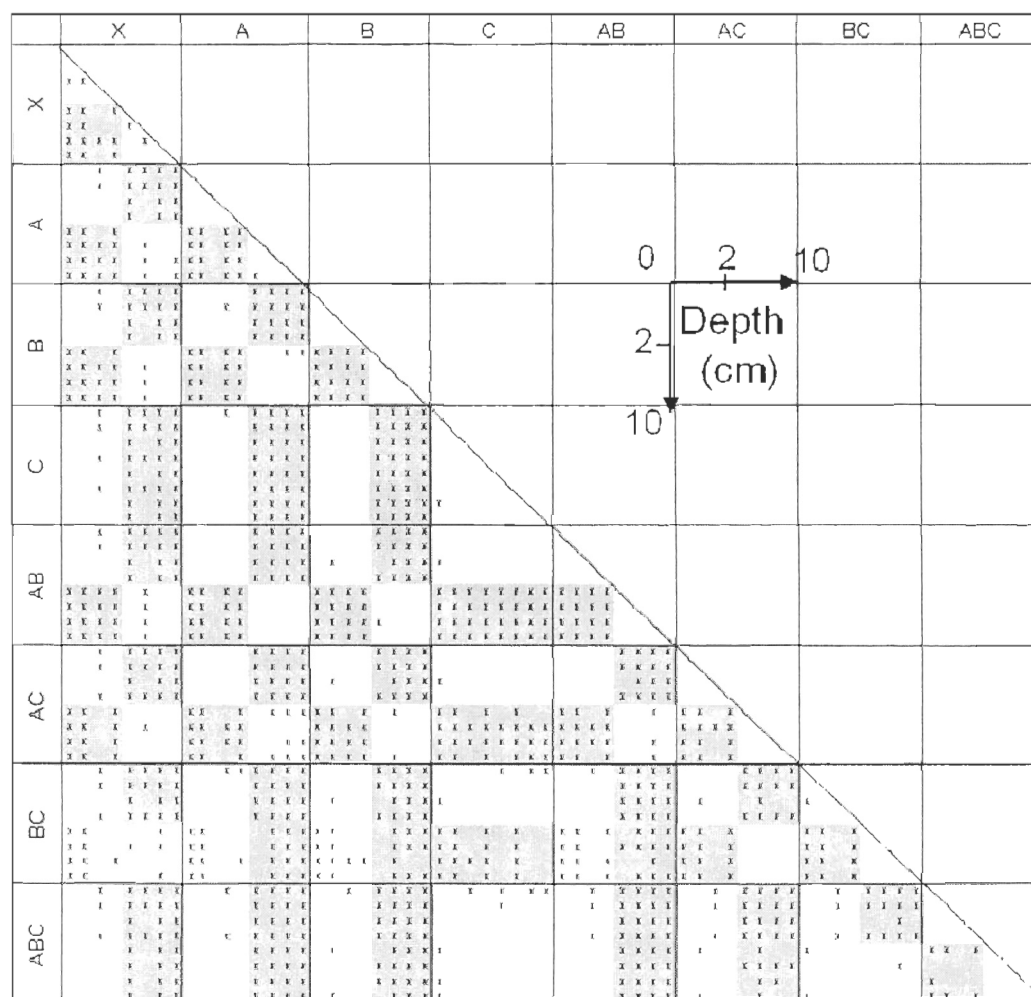


Figure II. 3: Figure showing the significant interactions (Fisher LSD post-hoc test) between treatment (nested in richness) (X = control, A = *Mya arenaria*, B = *Macoma balthica*, C = *Alitta virens*) and depth (0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm) issued from the factorial ANOVA on % high nucleic acid (Table II. 2). Crosses indicate a significant interaction between depths and treatments. Data in presence and absence of meiofauna are presented. Grey zones show a tendency to significant interaction.

Table II. 3: Results of factorial ANOVA testing the effect of observed (obs) vs predicted (pred) performance and depth for all combinations of species in presence or absence of the meiofauna mixture. A: *Mya arenaria*, B: *Macoma balthica*, C: *Alitta virens*. Data were ^(a) inverse or ^(b) square transformed.

Source of variation	AB obs/pred		AC obs/pred		BC obs/pred		ABC obs/pred		
	Abundance	%HNA	Abundance	%HNA	Abundance	%HNA	Abundance	%HNA	
	df	F	F	F	F	F	F	F	
<i>Without meiofauna</i>		(a)		(b)				(b)	
Obs/Pred	1	1.87	0.03	25.33 ***	0.59	2.35	0.92	42.31 ***	64.64 ***
Depth	7	5.69 ***	33.46 ***	5.82 ***	17.44 ***	8.52 ***	36.10 ***	7.64 ***	48.40 ***
Obs/Pred*Depth	7	1.63	1.51	0.56	1.51	2.51 *	1.82	4.46 ***	3.90 ***
Error	80								
<i>With meiofauna</i>		(a)	(b)	(a)				(a)	
Obs/Pred	1	0.00	5.29	1.54	0.56	17.83 ****	7.31 **	0.14	11.85 ***
Depth	7	5.83	35.40	3.51 **	26.24 ***	1.30	19.50 ***	8.08 ***	60.42 ***
Obs/Pred*Depth	7	0.45	1.48	3.85 **	1.65	1.14	1.53	2.78 **	4.28 ***
Error	80								

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$

Table II. 4: Results of multiple regressions (forward stepwise procedure) testing the effect of macrofaunal abundance, species richness, biomass and advection on bacterial abundance and %High Nucleic Acid along different depths of sediments. ^(a) Data were log transformed.

ⁱData values of advection were estimated from Michaud (2006). Beta = partial coefficient.

Overall model				Abundance			Richness		Biomass		¹ Advection		
	df	F	p	r ² adj.	Intercept	Beta	p	Beta	p	Beta	p	Beta	p
Bacterial abundance													
<i>Without meiofauna</i>													
1.5-2 cm	(1,22)	7.39	*	0.22	8.3 x 10 ⁷	-	ns	-	ns	-	ns	0.50	*
0-0.5, 0.5-1, 1-1.5, 3-4, 5-6, 7-8, 9-10 cm : ns													
<i>With meiofauna</i>													
0-0.5 cm	(1,22)	16.04	***	0.40	1.8 x 10 ⁸	-0.65	***	-	ns	-	ns	-	ns
5-6 cm	(1,22)	19.85	***	0.45	7.4 x 10 ⁷	-	ns	-	ns	-	ns	0.69	***
7-8 cm ^(a)	(1,22)	8.95	**	0.26	18.1	-	ns	-	ns	-	ns	0.54	**
9-10 cm	(2,21)	7.63	**	0.37	8.3 x 10 ⁷	-	ns	0.46	*	-	ns	0.67	**
0.5-1, 1-1.5, 1.5-2, 3-4 cm : ns													
% High nucleic acid													
<i>Without meiofauna</i>													
0-0.5 cm	(1,22)	4.41	*	0.13	89.39	-	ns	-	ns	-	ns	0.41	*
1.5-2 cm	(1,22)	6.23	*	0.19	88.79	-	ns	-	ns	-	ns	0.47	*
3-4 cm	(1,22)	6.90	*	0.20	83.88	-	ns	-	ns	-	ns	0.49	*
5-6 cm	(2,21)	9.58	**	0.43	86.00	-	ns	-	ns	-0.37	*	0.51	**
7-8 cm	(1,22)	18.10	***	0.43	82.55	-	ns	-	ns	-	ns	0.67	***
9-10 cm	(1,22)	11.30	**	0.31	82.53	-	ns	-	ns	-	ns	0.58	**
0.5-1, 1-1.5 cm : ns													
<i>With meiofauna</i>													
0-0.5 cm	(1,22)	6.01	*	0.18	89.77	-	ns	0.46	*	-	ns	-	ns
1.5-2 cm	(1,22)	8.96	**	0.26	89.11	-	ns	-	ns	-	ns	0.54	**
3-4 cm	(1,22)	7.20	*	0.21	84.91	-	ns	-	ns	-	ns	0.50	*
5-6 cm	(1,22)	8.51	**	0.25	84.84	-	ns	-	ns	-	ns	0.53	**
7-8 cm	(1,22)	10.27	**	0.29	83.18	-	ns	-	ns	-	ns	0.54	**
9-10 cm	(2,21)	8.30	**	0.24	84.24	-	ns	-	ns	-	ns	0	:
0.5-1, 1-1.5 cm : ns													

*** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, n.s = not significant

Discussion

DISCUSSION

Biodiversity effect

Changes in macrofaunal species richness did not modify microbial abundances in sediments but it changed the ecology (cell size and/or activity) of this microbial compartment (mostly in surface sediment and when 3 species are introduced simultaneously). We suggest that the use of different niches by each macrofaunal species could have led to these results. Indeed, Cardinale (2011) has shown that communities with higher biodiversity used the niche opportunities more efficiently, which contributes for example to a better use of biologically available resources. Ieno et al. (2006) also noted that increases in benthic species richness significantly increased nutrient regeneration, even if the contribution of each species to this process was different. Each one of the macrofaunal species used in our study was occupying space differently. Indeed, *A. virens* formed deep galleries (to a depth of up to 15 cm) whereas *M. balthica* stayed closed to the sediment surface (top 3 cm). Finally, *M. arenaria* was found at up to 6 cm depth into the sediment. The spatial distribution and the ecological behaviour of these species could have contributed to changing the physical composition of sediment (and resources available) and thereby, modify the activity and/or composition of bacteria (%HNA). However, bacterial abundance would be controlled mainly by other factors such as space availability (Schmidt et al., 1998) which are not dependent on the diversity of niches but on the volume available.

Species specific traits

Microbial abundances were highly modified by the presence of *A. virens* in sediments, as compared to controls and other treatments (except treatment “*M. balthica* + *A. virens*”). Indeed, we mainly noticed an homogenisation of bacterial abundance throughout the sedimentary column, whereas generally there was a decrease with depth in other treatments. Schmidt et al. (1998) have observed that bacterial abundance is closely linked to porewater fluid volumes, as well as nutrient acquisition and predator control.

However, bacterial abundance can be affected by bioturbation since it can increase porosity, and thereby enhance the fluid volume inside sediment. The strong correlation between bacterial abundance and advection rate (vertical bioturbation) confirmed that the bioturbation functional trait (gallery-diffuser) of *A. virens* was a good indicator of changes in sediment. Many studies have already observed such increases in bacterial abundances associated to bioturbation (Goñi-Urriza et al., 1999; Papaspyrou et al., 2006), and *A. virens* has been shown to increase the bacterial abundance in the narrow burrow lining compared to anoxic ambient sediment. This was mainly due to the sediment oxygenation by bioirrigation and to the production by worms of organic matter, mucus and nutrients (Aller & Aller, 1998; Kristensen et al., 1985; Michaud et al., 2009; Papaspyrou et al., 2006).

Strong bioturbators have been shown to stimulate microbial communities by increasing the percentage of active bacteria (Mermillod-Blondin et al., 2005; 2004; Michaud et al., 2009). They also led to a reduction of sulphate-reducing bacterial abundances, probably because these bacteria are less competitive than aerobic ones in presence of oxygen in sediment (Mermillod-Blondin et al., 2004). Thus, macrofauna would influence microbial communities by inhibition or activation of different groups of bacteria (Mermillod-Blondin et al., 2004). Michaud et al. (2009) suggested that sediment oxygenation and water exchange, associated to bioturbation, would increase the overall activity of bacteria. The positive correlation that we observed between %HNA and advection rate would then reflect a modification of bacterial composition and activity when *A. virens* was introduced in our experiment.

Meiofauna

Even if meiofauna constitutes a link between large (e.g. macrofauna) and small organisms (e.g. bacteria), it has been much less studied than macrofauna (Giere, 2009). These organisms are mostly epigrowth or deposit-feeders (Tita et al., 2002) and can contribute to modifying their environment (e.g. bacteria and benthic diatom abundances) (Coull, 1999). For instance, the mucus-trap hypothesis suggests that nematodes produce mucus which creates optimal conditions for bacterial growth and hereafter, use both mucus

and bacteria as food source (Hubas et al., 2010; Riemann & Schrage, 1978). The production of mucus tracks also affects bacterial community structure by changing diversity (community composition) (Moens et al., 2005). Moreover, the presence of meiofauna increases bacterial abundance in subsurface sediments, mainly because their bioturbation activities increase porosity and oxygenation (Aller & Aller, 1992). Thus, the increase in meiofaunal bioturbation and mucus production would significantly contribute to increasing abundances of bacteria and to modifying their ecology (%HNA) in surface sediment (i.e. where meiofauna was present) when meiofauna was introduced to cores. The presence of meiofauna in treatments can modify the behaviour of macrofauna. Indeed, bacterial abundance in surface sediment in presence of meiofauna was strongly decreased by *M. balthica* as compared to control. This was not observed in treatments without meiofaunal introduction. The deposit-feeding activity of *M. balthica* was probably enhanced by the presence of meiofauna that was used, along with bacteria, as food source (Ólafsson, 1986).

Performance analysis of monocultures vs polycultures

In our study, bacterial abundance and %HNA observed in polyculture (combinations of macrofaunal species) often could be predicted from monocultures, which suggests that the effects of species in polyculture were additive. This means that even if macrofaunal species were in combination with other species, they were influencing the bacterial compartment in a similar way. However, certain combinations of macrofaunal species led to different bacterial abundance, in comparison with predictions from the sum of monocultures, and this further differed with the occurrence or not of meiofauna. Bacteria in treatments *M. arenaria* + *A. virens* and *M. arenaria* + *M. balthica* + *A. virens* without meiofauna were less abundant than predicted. Michaud et al. (2009) showed that the burrow volume used by this combination of species was reduced compared to predicted values from monoculture. This suggests that porewater fluid volumes decreased, reducing the bacterial abundance (Schmidt et al., 1998). The bioturbation by meiofauna could have attenuated the effect in these treatments with added meiofauna. Moreover, treatments with

M. arenaria + *M. balthica* + *A. virens* (with and without meiofauna) led to higher %HNA than predicted from monocultures, probably due to modification of bacterial growth and composition associated to changes in sediment environment (e.g. oxygenation).

CONCLUSION

In conclusion, the bacterial compartment is closely linked to macrofauna and meiofauna present in sediments. We showed that the species-specific traits of macrofaunal species were more important than species richness for understanding and predicting the effects on the bacterial fraction. Bioturbation mode strongly influenced deep sediment, which led to a modification of both bacterial abundances and ecology (community structure and / or activity). Moreover, meiofauna played a key role in this environment since they influenced the relationship between macrofaunal assemblage and bacterial compartment. Thus, future studies should highly consider the functional traits of macrofaunal species and also integrate organisms of different sizes to better understand their impact on the microbial community.

CHAPITRE 3

LA CONCHYLICULTURE EN ZONE INTERTIDALE ET SON INFLUENCE SUR LES FLUX BIOGEOCHIMIQUES

RÉSUMÉ

Les plages du détroit de Baynes (BC, Canada) sont exploitées depuis les années 1940 et la production est principalement axée sur la culture de l'huître pacifique (*Crassostrea gigas*) et de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*), qui sont respectivement des espèces épi- et endofauniques. Ce type de conchyliculture est connu pour modifier la biodiversité macrobenthique et pour changer localement la composition sédimentaire. Cependant, on ne connaît pas les impacts sur le fonctionnement de l'écosystème intertidal. Notre objectif était donc de voir si les sites conchylicoles modifient les assemblages macrofauniques, méiofauniques et microbiens et les propriétés de l'écosystème (composition sédimentaire, flux d'oxygène et de nutriments à l'interface eau-sédiment), comparativement aux sites de référence. Nous avons prédit que le contenu sédimentaire en matière organique augmenterait dans les fermes conchylicoles par rapport aux sites de référence et que la consommation d'oxygène et les flux de nutriments seraient différents entre les sites. Comme prédit, les sédiments des fermes de bivalves étaient enrichis en matière organique et présentaient des modifications des assemblages de macrofaune. Au contraire, les abondances et la composition de la méiofaune et des

bactéries, la consommation d'oxygène et les flux de NH_4^+ , NO_x^- et PO_4^{3-} à l'interface eau-sédiment ne diffèrent pas entre les habitats. La quantité de chlorophylle *a* (Chl *a*) dans les sédiments et la biomasse totale de la macrofaune étaient de bons prédicteurs des propriétés de l'écosystème. Notre étude suggère que la culture en surface de *C. gigas* et en subsurface de *R. philippinarum* ne modifie pas directement les flux biogéochimiques, mais que d'autres facteurs, tels que le contenu en Chl *a* (production d' O_2) et la biomasse macrofaunique (respiration), pourraient le faire indirectement.

Ce troisième article, intitulé « *Intertidal shellfish farming and its influence on biogeochemical fluxes* », fut corédigé par moi-même ainsi que par les professeurs Philippe Archambault, Christian Nozais, Christopher McKindsey et Leah Bendell. Il sera soumis en août 2012 aux éditeurs de la revue *Aquaculture Environment Interactions*. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail fut l'essentiel de la recherche bibliographique sur la conchyliculture en zone intertidale, le développement de la méthode et du plan d'expérience, l'exécution des expériences sur le terrain, l'analyse des échantillons, l'exécution des tests statistiques et la rédaction de l'article. Le professeur Philippe Archambault, second auteur, a contribué à l'idée originale, a aidé au développement de la méthode et à l'approche statistique ainsi qu'à la révision de l'article. Le professeur Christian Nozais, troisième auteur, la professeure Leah Bendell, quatrième auteure, et le Dr. Christopher McKindsey cinquième auteur, ont tous les trois contribué à des discussions sur l'interprétation des résultats ainsi qu'à la révision de l'article. Une version abrégée de cet article a été présentée à la *Réunion annuelle de CHONe (Canadian Healthy Ocean Network)* à Montréal (Canada) à l'automne 2009, au congrès *Physiomar10* à Québec (Canada) à l'automne 2010, ainsi qu'aux congrès annuels de l'*Association d'Aquaculture du Canada* à St John's (Canada) au printemps 2010 et à Québec (Canada) au printemps 2011.

INTERTIDAL SHELLFISH FARMING AND ITS INFLUENCE ON BENTHIC ECOSYSTEM PROPERTIES

ABSTRACT

Beaches in Baynes Sound (BC, Canada) have been exploited for shellfish farming since the early 1940's and the production is focused on epibenthic Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and endobenthic Manila clams (*Ruditapes philippinarum*). Studies have shown that these types of shellfish farming may modify macrobenthic biodiversity and sediment composition locally but little is known about how they may influence the properties of the intertidal ecosystem. During the summer of 2009, we compared macrofaunal assemblages, meiofaunal and microbial communities, and ecosystem properties (sediment composition and oxygen consumption and nutrient fluxes at the water – sediment interface) in shellfish farms and reference sites. It was predicted that sediment organic matter content would increase in shellfish farms relative to reference sites and that oxygen consumption and nutrient fluxes would differ between areas. As predicted, sediments in shellfish farms were organically enriched and presented modifications in macrofaunal assemblages. In contrast, abundances and composition of meiofaunal and microbial compartments, O₂ consumption and fluxes of NH₄⁺, NO_x⁻, and PO₄³⁻ at the water – sediment interface did not differ among treatments. Overall, the amount of chlorophyll *a* (Chl *a*) in sediments and the total macrofaunal biomass were the best predictors of these ecosystem properties. This study suggests that surface farming of *C. gigas* and sub-surface farming of *R. philippinarum* do not directly modify the biogeochemical fluxes examined but that other factors, such as Chl *a* content and macrofaunal biomass, do so indirectly.

KEYWORDS: Shellfish aquaculture, Manila clam, Pacific oyster, Community assemblages, Organic matter, Oxygen and nutrient fluxes

INTRODUCTION

Marine shellfish aquaculture has grown should intensify in future decades to meet the ever increasing demand for a reliable source of protein (FAO, 2007; FAO, 2010). However, the practice is known to modify marine ecosystems and there is thus a need to better understand the processes that induce these changes to promote the development of a sustainable shellfish industry (Dumbauld et al., 2009).

Suspended shellfish culture, particularly mussel farming, is well known to modify the water column and benthos (McKindsey et al., 2011; Richard et al., 2006). Indeed, mussel culture has been shown to increase epifaunal diversity and abundance (Callier et al., 2008; Clynick et al., 2008; D'Amours et al., 2008; Inglis & Gust, 2003) and oxygen consumption and nutrient release into the water column adjacent to culture structures (Nizzoli et al., 2011; Richard et al., 2006; 2007a). In addition, the benthic environment beneath mussel farms is generally organically enriched due to biodeposition from mussels and associated fauna (Giles et al., 2006). This enrichment may bring about biogeochemical changes such as increased nutrient release and/or oxygen consumption across the water-sediment interface (Giles et al., 2006; Richard et al., 2007a). Infaunal diversity may also be modified underneath mussel farms (Callier et al., 2009; Chamberlain et al., 2001; Hartstein & Rowden, 2004) or in areas of intertidal mussel farming (Grant et al., 2012), with a potential increase in the abundance of opportunistic benthic species (e.g. polychaetes *Capitella* sp.) with a high tolerance to organic enrichment (Callier et al., 2007; 2009). Mussel culture may also change bacterial and meiofaunal compartments in sediment underneath lines, since Mirto et al. (2000) observed a general increase in microbial abundance and a switch from smaller to larger bacteria associated with a reduction of meiofaunal abundance and a modification of their assemblages. All modifications of the benthic fauna (micro, meio and macrofauna), however, depend on the amount of organic matter depositing to the sediments, which is greatly influenced by hydrodynamic processes (Chamberlain et al., 2001; Giles et al., 2006).

On-bottom shellfish farming has been much less studied than off-bottom culture (Dumbauld et al., 2009). In contrast to suspended shellfish culture, on-bottom culture has less direct interactions with the water column as the farmed organisms are grown directly on or in the intertidal sediment. Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and Manila clams (*Ruditapes philippinarum*) are the most common bivalve species used in the on-bottom shellfish industry and are farmed on and within the intertidal regions of western coastal North America (Dumbauld et al., 2009). Limited studies have shown that on-bottom oyster culture seems to have less of an effect on the total organic matter content of sediments, and thereby on micro-, meio- and macrobenthic assemblages (Castel et al., 1989; Richardson et al., 2008), than off-bottom oyster culture (racks) (Bouchet & Sauriau, 2008; Forrest et al., 2009). Toupoint et al. (2008) also detected a small increase in fine sediment particles and organic content in Manila clam culture sites relative to reference sites, and also noted a switch from tube-dwelling benthic organisms to bivalves (added by shellfish farmers), which may affect biogeochemical processes within sediments. This was also reported by Bartoli et al. (2001) who showed that Manila clam culture had a great influence on benthic biogeochemical fluxes and respiration. Strong increases in NH_4^+ and PO_4^{3-} releases were observed in shellfish farms relative to reference sites, which also increased O_2 demand and CO_2 production. All these changes could consequently contribute to explain the higher macroalgal production observed in the study sites (Bartoli et al., 2001).

On the Canadian west coast, especially in Baynes Sound (Vancouver Island), *C. gigas* and *R. philippinarum* are the two major bivalve species used in on-bottom shellfish aquaculture (Jamieson et al., 2001). Manila clam culture is characterized by modified macrobenthic species richness, abundance, and community structure relative to that observed in reference sites (Bendell-Young, 2006; Whiteley & Bendell-Young, 2007). Moreover, this culture may also increase sediment organic matter and silt contents associated due to the presence of anti-predator nets (Bendell-Young, 2006; Spencer et al., 1997) as well as increasing sediment NH_4^+ and PO_4^{3-} content (Bendell et al., 2010). However, previous studies did not consider different ecosystem properties simultaneously

to fully understand the impact of both Manila clam and oyster culture in Baynes Sound on ecosystem functioning.

Our objectives were to assess the influence of both oyster and manila clam farming on a number of ecosystem properties including sediment composition, oxygen and nutrient fluxes to the water column, microbial, meio- and macrofaunal abundances and composition. We hypothesized that sediment organic matter content would be greater in farms than in reference locations and that this change would modify oxygen consumption and nutrient fluxes in farm areas. Moreover, it was predicted that faunal (micro-, meio- and macrofaunal) community structure would be modified by shellfish culture. We hope that this study will give a better understanding of the benthic changes associated with this kind of shellfish farming in Baynes Sound.

METHODS

Study area and sampling design

This study was undertaken in Baynes Sound, Vancouver Island, Canada (49°33'N, 124°48'W) (Fig. III.1). This region is intensively used for intertidal shellfish farming and details on environmental conditions are provided in Jamieson et al. (2001).

Culture sites and reference sites (hereafter treatments) were sampled during this study: (R) reference areas with no aquaculture; (M) Manila clam (*R. philippinarum*) culture; (O) Pacific oyster (*C. gigas*) culture; we sampled 3 sites per treatment (total: 9 sites). All reference sites were located along the Fillongley Provincial Park on the east coast of Denman Island (Fig. III.1) where no shellfish farming occurred. Indeed, there were no other appropriate reference sites on the west side of Island as almost the entire area is used for shellfish culture. Manila clam and oyster culture sites examined were actively farmed during the summer of 2009 and selected based on permission obtained from shellfish farm

owners. The 9 selected sites were separated from each other by at least 500 m.

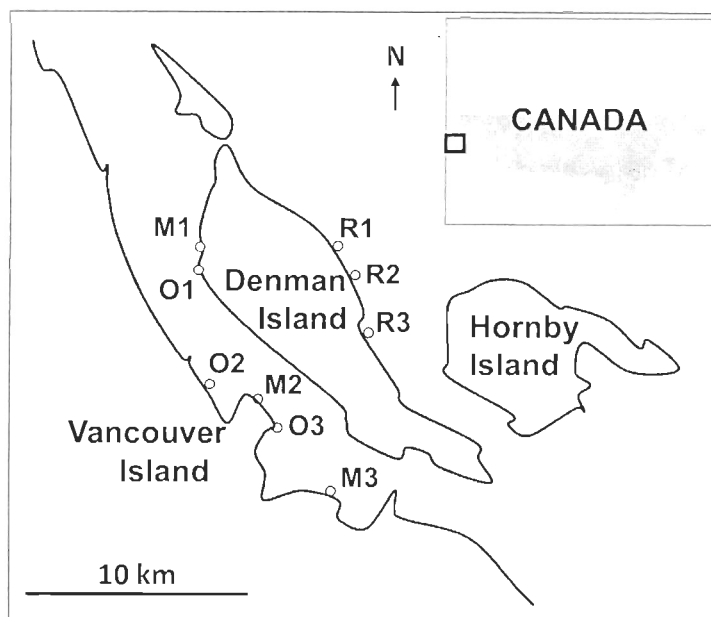


Figure III. 1: Location of reference sites ($R_{1,2,3}$), oysters farms ($O_{1,2,3}$) and Manila clam farms ($M_{1,2,3}$) on Vancouver and Denman Islands intertidal zones (British Columbia, Canada). At each site, 3 replicates of sediment and incubation core were taken.

Sampling procedure

Each site was sampled randomly over a period of 9 days (1 site per day) during daytime low tides from July 17 to 25, 2009. Within each site, samples were taken in each of 3 locations as follows: First, for sediment incubations and macrofaunal sampling, 10 cm of surface sediments were sampled using a 21 cm long, 10 cm wide, opaque PVC tube. Second, to evaluate Chl *a* content, meiofaunal abundances, % High Nucleic Acid (HNA) content (give an information on bacterial activity and / or community structure) and abundances of extractible bacteria, 6 cm of surface sediment were collected using a 2.5 cm diameter cut-off syringe. Third, to measure sediment organic content and granulometry, ca. 100 g bulk (0 to 6 cm) sediment were sampled. All measurements were done as described below.

Biogeochemical flux measurements and macrofaunal sampling. Sediment incubation cores were used to measure oxygen and nutrient fluxes. First, seawater collected from the sampled site was gently added on top of sediments to fill the incubation core (10 cm of sediment + 11 cm of seawater). Prior to adding seawater to the core, it was filtered through a 63 μm mesh to remove meio- and macrofauna. A control incubation core without sediment but with the same volume of water was incubated simultaneously to evaluate the effect of seawater microorganisms (phytoplankton / bacteria) on oxygen and nutrient fluxes. Incubation cores were sealed hermetically on top with a lid and incubated for 40 min (time determined previously to ensure that less than 20% of the O_2 present in the water column was consumed (Hall et al., 1996; Richard et al., 2006)). At times 0, 20 and 40 min during incubations, oxygen saturation was measured with an YSI55 dissolved oxygen probe (accuracy: $\pm 2\%$ saturation), and provided O_2 fluxes (O_2 concentration over time). Twenty two ml of seawater filtered through a 0.2 μm cellulose acetate Target syringe filter was then collected with a plastic syringe to measure nutrients levels: NH_4^+ (Aminot and Chaussepied 1983), $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- (= \text{NO}_x^-)$ and PO_4^{3-} (Grasshoff et al. 1983). As seawater was collected, an equivalent volume was introduced into the incubation cores to avoid oxygen penetration into the microcosm. The composition of this introduced water was also analysed for subsequent correction of the dilution effect. Oxygen and nutrient fluxes were calculated from the slope between concentration and time (=fluxes) and fluxes associated to seawater microorganisms (seawater incubation core) were subtracted to obtain net fluxes associated with the sediment compartment.

Following incubations, sediments from incubation cores were sieved through a 500 μm mesh and recovered macrofauna stored in 4% formaldehyde. Identifications were made in laboratory to the lowest taxonomic level possible (usually species).

Sediment and organism sampling and processing. Meiofaunal abundance and classification per taxon in the first cm sediment layer from syringe samples was determined using a binocular microscope (Higgins and Thiel 1988) after fixation with 4% formaldehyde.

Chlorophyll *a* (Chl *a*) content per g dry weight of sediment was evaluated for each 1 cm layer from the syringe samples following the methods of Riaux-Gobin & Klein (1993). The values of the first cm and the mean of 6 layers were used for analyses, mainly for comparison with other sediment characteristics.

The abundance and % High Nucleic Acid (HNA) content of extractible bacteria were determined for each one centimetre layer of syringe samples. Here, the %HNA is used as a proxy of changes in microbial ecology, since higher nucleic acid content may indicate increased bacterial size and/or activity (Bouvier et al., 2007). One mL of sediment was inserted into a 15 mL Corning tube and fixed with 4 mL of filtered (0.2 μ m) 2 % formaldehyde. We then used an extraction protocol to separate bacteria from the sediment. Tubes were filled to 10 mL with filtered seawater and then 500 μ L of 100 mM sodium pyrophosphate was added. Tubes were then submitted 3 times to vortexing (1 min) and sonication (10 min), and then centrifuged for 5 min (3000 rpm, 20°C). The supernatant was removed and kept in a 50 mL Corning tube. A second extraction was then applied to sediments (same protocol) and the second supernatant mixed with the first one. Samples were then analysed by flow cytometry following the method of Belzile et al. (2008) to provide bacterial abundances per g wet weight of sediment and %HNA; the values of the first cm and the mean of 6 layers were used for analyses, mainly for comparison with other sediment characteristics. One gram of homogenized bulk sediments was used to estimate organic matter (OM) content by loss upon ignition at 500°C for 2 h (Lyons et al. 2002). One hundred g of bulk sediment was analysed to determine grain size distribution by sieving. Sediments were separated in 3 size fractions through 2 and 0.25 mm meshes: gravel (> 2 mm), coarse sand (> 0.25 mm) and fine sand (< 0.25 mm).

Statistical analyses

Hierarchical ANOVAs were used to test the effect of treatments and sites within treatments (3 Treatments: Reference, Manila clam and Pacific Oyster culture) on oxygen and nutrient fluxes, % OM, Chl *a* content, small sediment particles (< 0.25 mm), microbial and meiofaunal (total and per taxon) abundances, and % HNA. Homogeneity of variances

was determined visually by examination of the residuals, and normality tested using Shapiro-Wilk's test (Underwood, 1997). We transformed data to satisfy both assumptions when necessary (details given where appropriate). We used a Tukey's post-hoc test to identify differences among treatments when a source of variation was significant.

Variation in benthic community structure was analysed as a two-factor (treatment and site(treatment)) hierarchical experimental design using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) based on presence or absence of macrofaunal species (to avoid the overexpression of seeded clams and oysters) using PRIMER version 6 (Clarke & Gorley, 2006).

Simple linear regressions were performed to test the effect of different predictors. Variables were used as predictors or dependant variable, depending of hypothesis which was tested. We used macrofaunal characteristics (abundance, specific richness and biomass) as predictors to test their effects on meiofaunal abundance, Chl *a* content, O₂ and nutrient fluxes. We also used Chl *a* (mean 6 cm) as predictor of PO₄³⁻ flux and %HNA and Chl *a* (first cm) as predictor of meiofaunal abundance. Finally, we tested the effect of the OM content on the abundance of different meiofaunal taxa. Homogeneity of variances was determined visually and normality of residuals was tested using Shapiro-Wilk's test and transformations applied when necessary.

RESULTS

Sediment properties

Sediment size class composition showed higher percentages of small particles (< 0.25 mm) in oyster farms than in reference sites (Fig. III.2), but this trend was not statistically significant ($p > 0.05$). In contrast, the percentage of organic matter (Fig. III.3, Table III.1) was significantly higher in shellfish farms (both Manila clam and Pacific oyster) than in

reference sites. The % HNA in bacteria was significantly higher in oyster culture sites relative to reference sites (Fig. III.4D, Table III.1), but sediment microbial abundance and Chl *a* did not vary among treatments (Fig. III.4A,B,C, Table III.1). Finally, we noted a significant positive correlation between the % HNA of bacteria and sediment Chl *a* (Table III.2).

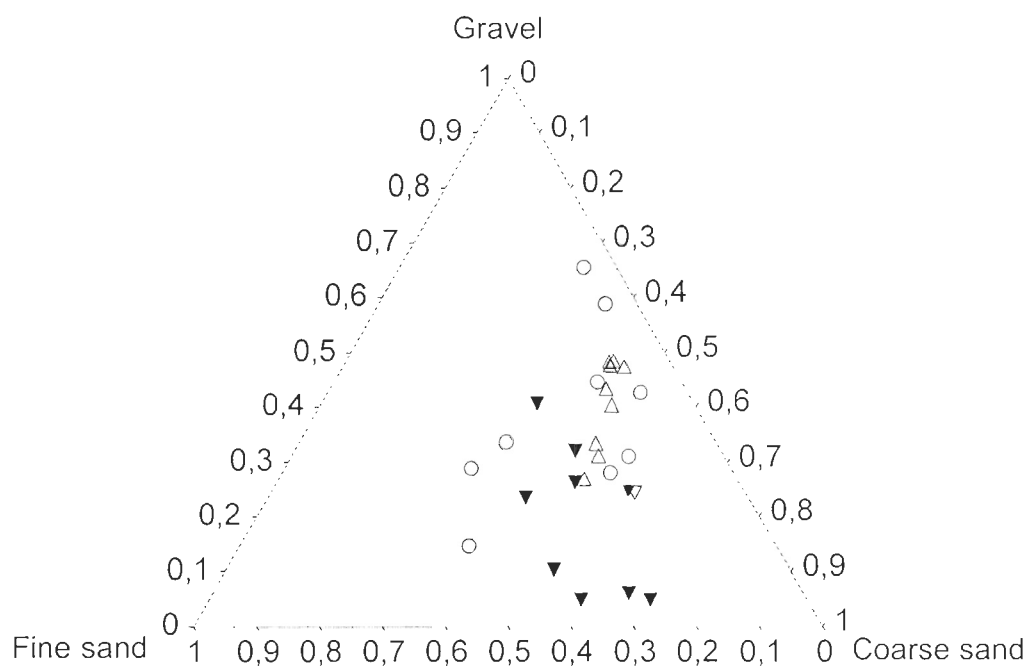


Figure III. 2: Diagram illustrating sediment size-class particle composition for each sample. The 3 treatments represented were (Δ) reference sites, (▼) oyster culture sites and (○) Manila clam culture sites. Gravel (> 2 mm), coarse sand (> 0.25 mm) and fine sand (< 0.25 mm).

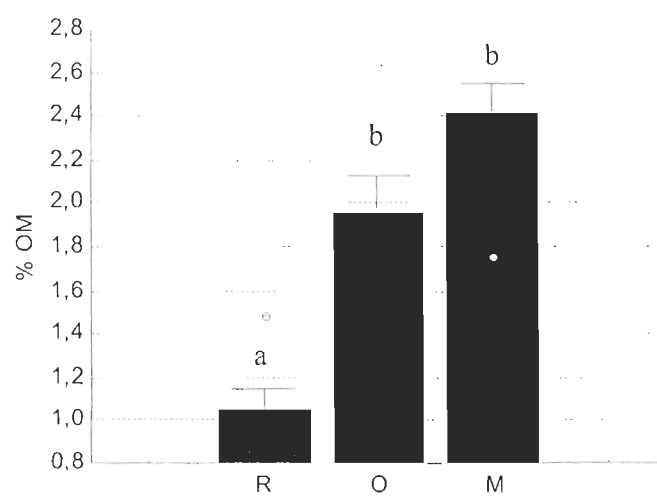


Figure III. 3: Mean organic matter content (\pm SE) for each treatment: (R) reference sites, (O) oysters culture sites and (M) manila clam culture sites. Different letters indicate significant difference between treatments. Dots represent extreme values included in analyses.

Table III. 1: Results of hierarchical ANOVAs on sediment characteristics testing the effect of treatment and site within treatments on organic matter, Chlorophyll *a*, total meiofaunal abundance, bacterial abundance, and % High Nucleic Acid content of bacteria.

Source of variation	df	MS	F
<i>Organic matter content</i>			
Tr	2	4.3	8.83*
Site[Tr]	6	0.5	9.11***
Error	18	0.1	
<i>Chlorophyll a (mean 6 cm) ^a</i>			
Tr	2	4.1	1.97
Site[Tr]	6	2.1	18.98***
Error	18	0.1	
<i>Total meiofaunal abundance ^a</i>			
Tr	2	1.6	0.31
Site[Tr]	6	5.0	17.31***
Error	18	0.3	
<i>Bacterial abundance (mean 6 cm)</i>			
Tr	2	48.4	0.55
Site[Tr]	6	88.1	5.67**
Error	18	15.5	
<i>% High Nucleic Acid (mean 6 cm)</i>			
Tr	2	211.9	6.16*
Site[Tr]	6	34.4	1.44
Error	18	23.8	

Data transformation: ^a Log

*** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$

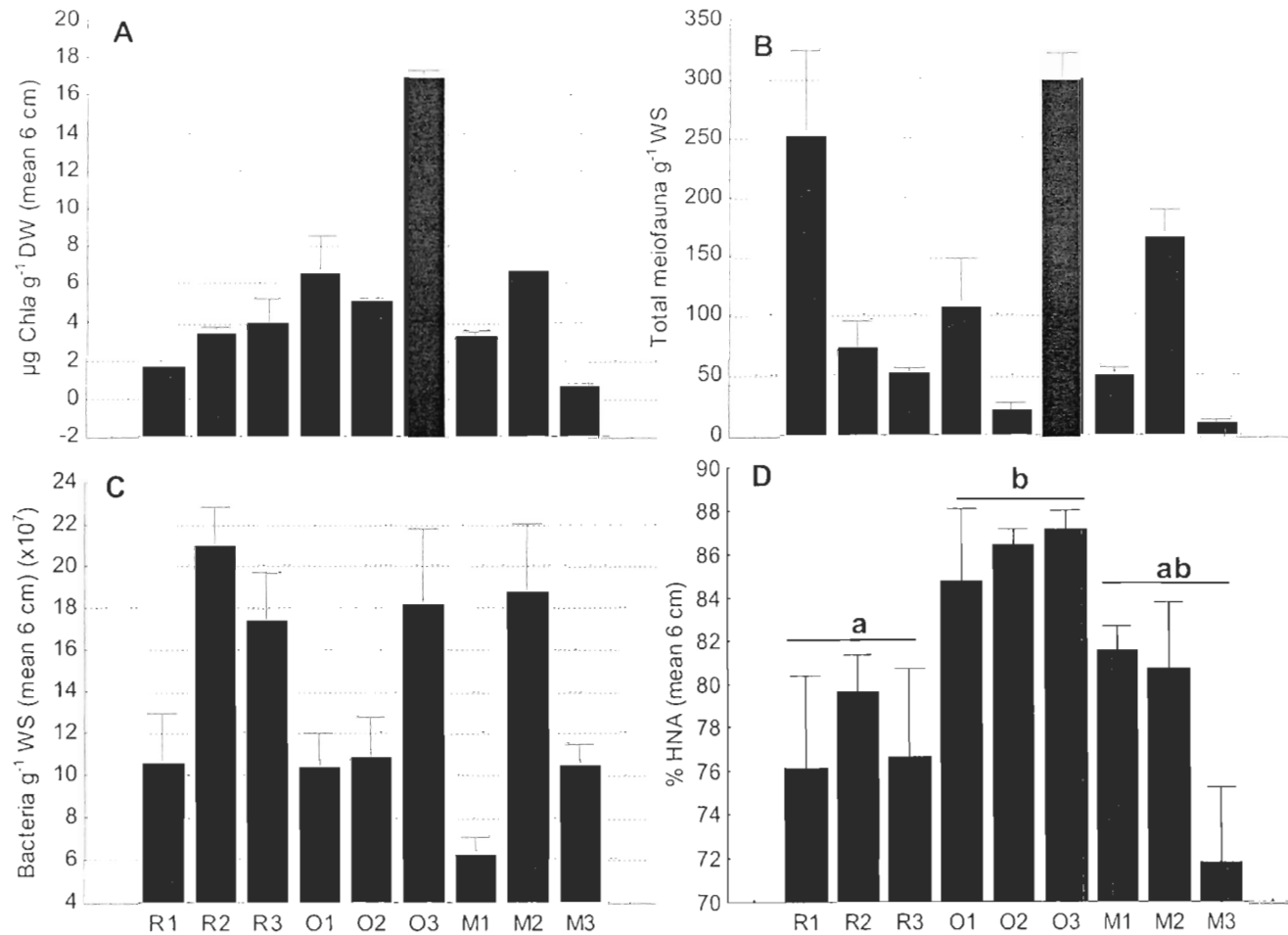


Figure III. 4: Mean (\pm SE) values of (A) Chlorophyll *a*, (B) total meiobenthic abundance, (C) bacterial abundance and (D) % High Nucleic Acid content of bacteria (%HNA) among treatments: (R_{1,2,3}) reference sites, (O_{1,2,3}) oyster culture sites, and (M_{1,2,3}) Manila clam culture sites. Chlorophyll *a*, bacterial abundance and %HNA were calculated from the mean of values in the top 6 cm-thick sediment layers. Different letters indicate significant difference between treatments.

Table III. 2: Results of simple linear regressions. Predictors and dependant variables used were macrofaunal biomass (biomass), macrofaunal specific richness (richness), meiofaunal abundance (meiofauna), nauplii and copepod abundance, % high nucleic acid content in bacteria (%HNA), PO_4^{3-} fluxes, Chlorophyll *a* (Chl *a*) from surface sediment (surf.) or mean within the top 6 cm layer (6 cm), and organic matter (OM).

Predictors	Dependant variables	R	R^2 adj (%)	F	
Biomass vs	$\text{O}_2^{(a)}$	-0.73	51.9	29.0	***
Biomass vs	PO_4^{3-}	0.61	35.0	15.0	***
Biomass vs	Chl <i>a</i> (surf.)	0.55	27.6	10.9	**
Richness vs	PO_4^{3-}	0.55	27.5	10.8	**
Richness vs	meiofauna ^(b)	0.58	30.8	12.6	**
Chl <i>a</i> (6 cm) vs	PO_4^{3-}	0.54	26.7	10.5	**
Chl <i>a</i> (6 cm) vs	%HNA	0.52	22.8	8.7	**
Chl <i>a</i> (surf.) vs	meiofauna ^(b)	0.57	29.3	11.8	**
OM vs	nauplii ^(c)	-0.56	26.9	10.2	**
OM vs	copepod ^(c)	-0.43	15.6	5.8	*

Data transformation: ^(a)Square, ^(b)Square root, ^(c)Log

*** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$

Macrofauna and meiofauna

A total of 86 taxa were identified in this study and polychaetes and bivalves were the dominant groups for all treatments (Table III.3). *C. gigas*, *Protothaca staminea* and *R. philippinarum* were the dominant bivalves, whereas *Capitellidae* spp. and *Protodorbillea* sp. dominated polychaete abundances (Table III.3). Macrofaunal assemblage structure (Fig. III.5) differed among treatments ($p < 0.05$) but total macrofaunal abundance and specific richness did not (Fig. III.6A,C, Table III.4). Total macrofaunal biomass (including Manila clam and Pacific oysters) was significantly higher in oyster and Manila clam farms than in reference sites (Fig. III.6B, Table III.4) and was positively related to Chl *a* content in sediment (Table III.2).

Total (Table III.1) and per taxon ($p > 0.05$) meiofaunal abundances were similar among treatments. However, total meiofaunal abundance was positively correlated to macrofaunal specific richness and to Chl content in sediment (Table III.2). Finally, nauplii and copepod abundances were significantly negatively related to OM (Table III.2), which was not the case for nematodes and foraminifera ($p > 0.05$).

Fluxes across the water-sediment interface

Oxygen (O_2) consumption and nutrient (NH_4^+ , NO_x^- and PO_4^{3-}) fluxes across the water-sediment interface did not differ among treatments (Table III.5). The main fluxes observed were a consumption of O_2 and NO_x^- (Fig. III.7 A,C) and a release of NH_4^+ and PO_4^{3-} (Fig. III.7B, D). In addition, sediment Chl *a* content was positively correlated to release of PO_4^{3-} to the water column (Table III.2).

Characteristics (abundance, specific richness and biomass) of macrofauna were tested to see if they affected O_2 and nutrient fluxes across the sediment-water interface. The increase of total macrofaunal abundance did not affect these parameters ($p > 0.05$). However, macrofaunal species richness was positively correlated to PO_4^{3-} fluxes across the water-sediment interface (Table III.2). Finally, total macrofaunal biomass was significantly

positively related to O_2 consumption and PO_4^{3-} release across the sediment-water interface (Table III.2).

Table III. 3: Mean values of macrofaunal species richness (Rich.), abundance (Abund.) and biomass following 3 treatments (reference sites, oyster and manila clam culture). The 2 dominant groups (bivalves and polychaeta), and more specifically the species of main interest for this study, were presented. All other taxa were grouped under the name “Others”. Richness was calculated from all 9 sampled cores of each treatment, whereas abundance and biomass were adjusted to surface area (m²).

	Total		Reference site		Oyster culture			Manila clam culture		
	Rich. (taxa)	Rich. (taxa)	Abond. (ind.m-2)	Biomass (g.m-2)	Rich. (taxa)	Abond. (ind.m-2)	Biomass (g.m-2)	Rich. (taxa)	Abond. (ind.m-2)	Biomass (g.m-2)
Bivalve	14	8	537.59	296.06	11	862.97	7766.05	7	1018.59	3087.41
<i>Crassostrea gigas</i>			0.00	0.00		127.32	6522.33		0.00	0.00
<i>Protothaca staminea</i>			198.06	184.83		183.91	457.83		14.15	18.65
<i>Ruditapes philippinarum</i>			14.15	85.76		183.91	663.23		297.09	2065.89
Polychaeta	33	23	3168.95	83.41	21	6677.43	42.60	27	5786.17	57.69
<i>Capitellidae spp.</i>			707.36	5.12		1994.74	35.98		1485.45	7.82
<i>Protodorvillea sp.</i>			1046.89	0.10		2178.65	<0.005		509.30	<0.005
Others	34	18	19961.57	406.79	24	11275.24	436.79	25	8813.65	196.89
Total	86	49	23668.11	786.25	56	18815.65	8245.44	59	15618.41	3341.99

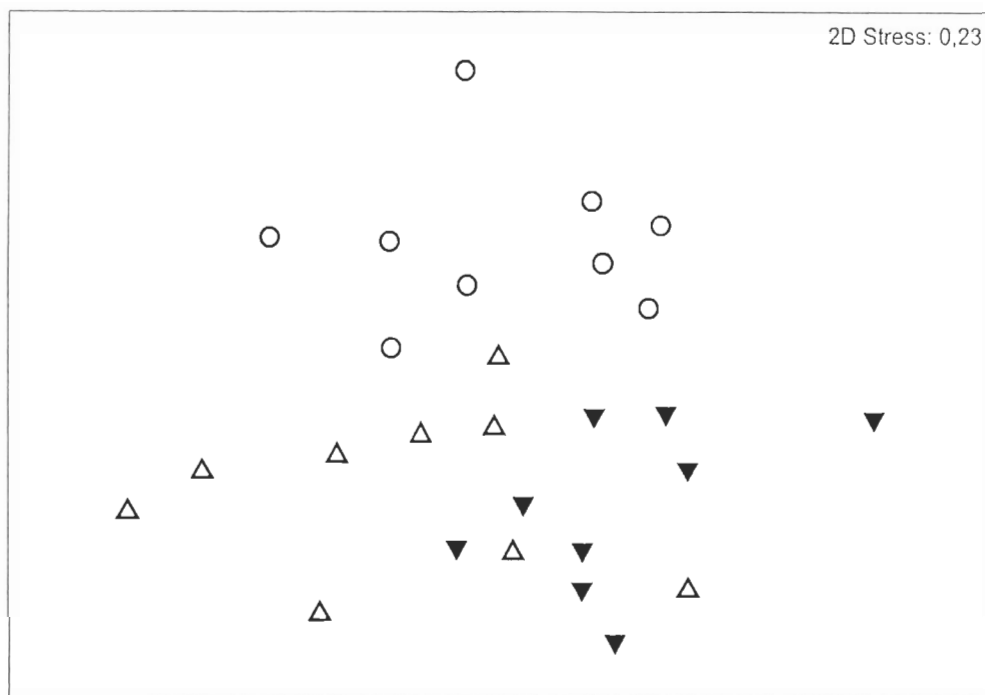


Figure III. 5: Non-metric dimensional scaling based on presence / absence of species illustrating macrofaunal assemblage (including Manila clams and oysters). The 3 treatments represented were (Δ) reference sites, (▼) oyster culture sites, and (○) Manila clam culture sites.

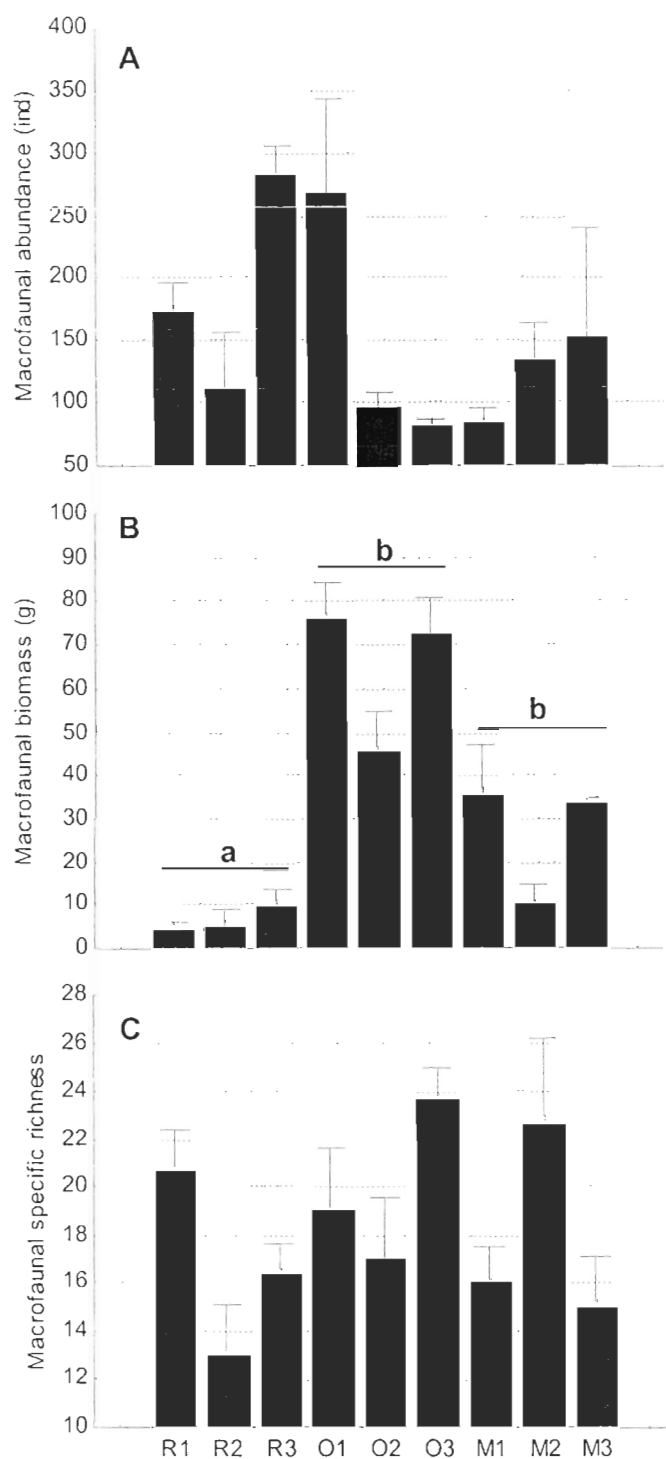


Figure III. 6: Mean (\pm SE) values per sampled cores of macrofaunal (A) abundance, (B) biomass, and (C) specific richness among treatments: (R_{1,2,3}) reference sites, (O_{1,2,3}) oysters culture sites, and (M_{1,2,3}) Manila clam culture sites. Different letters indicate significant difference between treatments.

Table III. 4: Results of nested ANOVAs testing the effect of treatment and site within treatments on macrofaunal characteristics (abundance, specific richness and biomass).

Source of variation	df	MS	F
<i>Macrofaunal abundance</i>			
Tr	2	9872	0.51
Site[Tr]	6	19393	3.30 *
Error	18	5874	
<i>Macrofaunal specific richness</i>			
Tr	2	23.8	0.54
Site[Tr]	6	43.8	3.01 *
Error	18	14.6	
<i>Macrofaunal biomass</i>			
Tr	2	7970	16.19 **
Site[Tr]	6	492	3.39 *
Error	18	145	

*** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$

Table III. 5: Results of hierarchical ANOVAs on biogeochemical fluxes testing the effect of treatment and site within treatments on O_2 , NH_4^+ , NO_x^- and PO_4^{3-} fluxes.

Source of variation	df	MS	F
<i>O₂ fluxes</i> ^a			
Tr	2	6.1 x10 ¹⁰	2.56
Site[Tr]	6	2.4 x10 ¹⁰	6.86 ***
Error	18	3.5 x10 ¹⁰	
<i>NH₄⁺ fluxes</i> ^b			
Tr	2	5.4	0.39
Site[Tr]	6	13.7	3.72 *
Error	18	3.7	
<i>NO_x⁻ fluxes</i>			
Tr	2	3.8	2.66
Site[Tr]	6	1.4	1.50
Error	18	1.0	
<i>PO₄³⁻ fluxes</i>			
Tr	2	0.8	3.29
Site[Tr]	6	0.2	3.31 *
Error	18	0.1	

Data transformation: ^a Square and ^b Square root

*** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$

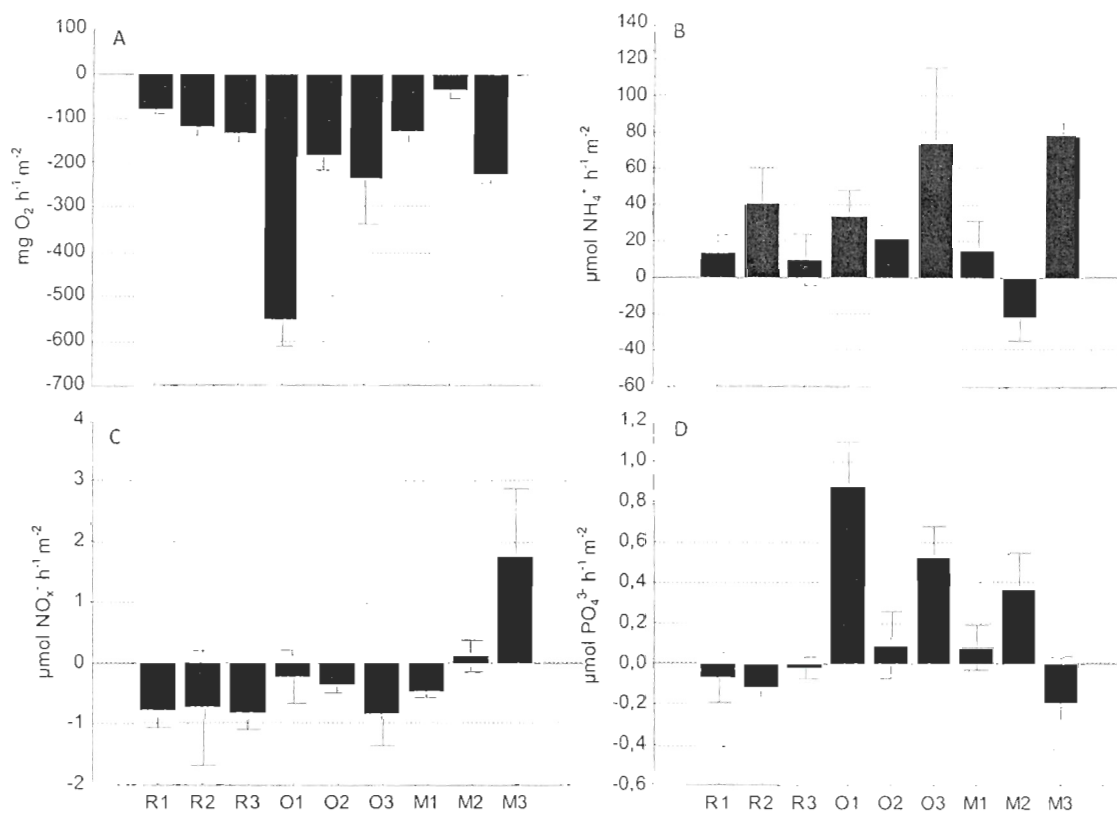


Figure III. 7: Mean (\pm SE) fluxes of (A) O_2 , (B) NH_4^+ , (C) NO_x^- and (D) PO_4^{3-} across the sediment-water interface for the 3 treatments (R_{1,2,3}) reference sites, (O_{1,2,3}) oysters culture sites, and (M_{1,2,3}) Manila clam culture sites.

DISCUSSION

Sediment composition

Previous studies have shown that sediment characteristics, such as organic content and sediment size composition, can be modified by intertidal off-bottom (Grant et al. 2012, McKindsey et al. 2011) and on-bottom shellfish farming (Bendell-Young, 2006; Bendell et al., 2010; Bouchet & Sauriau, 2008; Castel et al., 1989; Spencer et al., 1996; Spencer et al., 1997; Toupoint et al., 2008). We observed a significant organic enrichment in Manila clam and Pacific oyster farms relative to reference sites. Such changes are usually attributed to increased biodeposition of organic-rich feces and pseudofeces by farmed bivalves (Castel et al., 1989; Munroe & McKinley, 2007). The presence of structures (e.g. antipredator nets) in Manila clam cultures could also have reduced hydrodynamic conditions, increasing organic matter retention in farmed sites (Bendell-Young, 2006; Bendell et al., 2010; Spencer et al., 1996; Spencer et al., 1997), potentially explaining the slightly higher organic enrichment observed in Manila clam farms relative to that observed in oyster farms in the present study. Moreover, although not statistically significant, we noted an increase in small sediment particles (<0.25 mm) in oyster farms relative to that observed in treatment sites. Oysters are exclusively suspension-feeders and retain mostly phytoplankton (i.e., Chl *a*) from the water column (Dupuy et al., 2000), whereas Manila clams feed mainly on resuspended benthic particulate organic matter (Watanabe et al., 2009). Thus, as already mentioned by Castel et al. (1989), the different trophic activity (high filtration rate) of oysters would explain the higher content of fine particles in oyster farms relative to that observed in other sites.

Macrofaunal changes due to shellfish farming

The total biomass of macrofauna from Pacific oyster and Manila clam sites was significantly higher than in the reference site. The introduction of *C. gigas* and *R. philippinarum*, both showing high individual biomass, strongly contributed to increasing this biomass (Whiteley & Bendell-Young, 2007). Moreover, on-bottom shellfish farming can modify benthic macrofaunal communities, mainly by reducing species richness (Bendell-Young, 2006; Spencer et al., 1997) and modifying macrofaunal abundances (Castel et al., 1989). However, we did not observe such changes in macrofaunal species richness and abundance (Ferraro & Cole, 2007; Hosack et al., 2006), but macrofaunal assemblages (based on presence/absence of species) differed significantly among farm and reference sites. Thus, the species identity was modified in farmed sites.

Toupoint et al. (2008) observed an overall reduced abundance of tube-dwelling worm in Manila clam farms, whereas the abundance of deposit-feeding worms and bivalves increased (Bendell-Young, 2006; Spencer et al., 1997). We also observed an increase in worm and bivalve abundances in shellfish farms, but the proportion of deposit-feeders (e.g. *Capitellidae* spp.) was similar among treatments (~25%). Thus, the organic enrichment measured in farmed sediment was probably not strong enough to lead to an increase of deposit-feeding polychaetes.

Bendell-Young (2006) recorded that Manila clams and the native littleneck clam (*Protothaca staminea*) were dominant species in reference sites, whereas Manila clams strongly dominated in abundance in farming sites. Our study showed the same trend, but reference sites presented almost exclusively the native littleneck clam. Both Manila and native littleneck clams were present in oyster farms with similar abundances, and *C. gigas* were only observed in oyster farms. All these modifications could be mainly due to the physical introduction by seeding of Manila clams and oysters in farms and to the harvesting of other species which reduced their abundance (Bendell-Young, 2006).

Meiofaunal changes associated to shellfish farming

Meiofauna is an important component of benthic ecosystems, mainly because it constitutes a link between primary producers and higher trophic levels (Giere, 2009) and also because it can be rapidly modified following changes in conditions (e.g. food availability), due to its high turnover rate (Danovaro, 1996). On-bottom oyster farming is known to modify associated meiofaunal communities, especially by enhancing abundances (Castel et al., 1989). This was suggested to be largely due to oyster biodeposition, which contains a high concentration of Chl *a* (Castel et al., 1989) and represents a trophic resource that is easily assimilated by meiofauna (Giere, 2009). In the present study, changes in meiofaunal abundances among treatments were not observed, but abundances were positively related to Chl *a* concentrations in surface sediment and to macrofaunal specific richness. This suggests that meiofaunal abundance is less affected by direct effects of shellfish farming than by food (e.g. Chl *a*) availability (Castel et al., 1989) and space (i.e., porewater volume) created by macrofaunal species (Giere, 2009). However, meiofauna may be affected by shellfish farming in a number of ways. We observed a negative relationship between sediment organic content and the abundance of nauplii and copepods, suggesting that the abundance of these organisms is largely linked to food (e.g. Chl *a*) availability and not to organic content, as suggested by Mirto et al. (2000). Nematodes have been suggested to be very tolerant (Giere, 2009) or very sensitive (Mirto et al., 2000) to organic enrichment and the present study did not find their abundance to vary among treatments. However, Netto and Valgas (2010) demonstrated that even though the abundance of nematodes was not affected by mussel farming, nematode community structure was. This suggests that some nematode species were intolerant of organic enrichment (Netto & Valgas, 2010), and that the measurement of total nematode abundance may not have been sensitive enough to detect modifications in our study; higher taxonomic resolution and total biomass may be needed to detect effects within this taxonomic group (Warwick & Clarke, 1998).

Microbial compartment

Shellfish farming may affect the microbial compartment, leading to an increase in microbial abundances (Mirto et al., 2000), however, other studies have not observed such changes (Danovaro et al., 2004; Richardson et al., 2008). Although bacterial abundances have been shown to be linked to organic enrichment in on-bottom oyster culture (Richardson et al., 2008), the present study did not observe variations in total microbial abundance among treatments. However, %HNA was significantly higher in oyster farms and was positively related to Chl *a* content. %HNA is an indicator of changes in microbial ecology since a higher nucleic acid content may indicate increased bacterial size (change in community) and/or activity (Bouvier et al., 2007). Thus, this study suggests that %HNA was modified by the increase of food availability (Chl *a*) in oyster farms, contributing to increase the bacterial size, but not the abundance. Mirto et al. (2000) also showed that the microbial community in reference sediments, dominated by small individuals (picoeukaryotic cells), became dominated by larger cyanobacteria underneath mussel farms, thus supporting this hypothesis.

Nutrient fluxes

Bendell et al (2010) observed that the concentrations of NH_4^+ and PO_4^{3-} in sediments from Baynes Sound (Canada) Manila clam farms was greater than that of reference sites, partly because of O_2 consumption and denitrification processes and because PO_4^{3-} was associated with increased biodeposition (Bendell et al., 2010). Changes in sediment nutrient content generally lead to altered fluxes across the water-sediment interface. Indeed, Bartoli et al (2001) observed that Manila clam culture led to increased NH_4^+ and PO_4^{3-} release and increased O_2 demand and CO_2 production. However, no such effect was observed in the present study, suggesting that other processes are more important at our sites. Previous studies have shown positive relationships between macrofaunal biomass and biogeochemical processes (Bartoli et al., 2001; Nizzoli et al., 2007). This may be mainly due to bivalve physiology (e.g. respiration and excretion) (Largaespada et al., 2012) and to

their bioturbation of sediments which contributes to regenerating and releasing nutrients from pore water to the water column (Bartoli et al., 2001; Magni et al., 2000; Nizzoli et al., 2007; 2011). A strong positive relationship between total macrofaunal biomass and O_2 consumption and PO_4^{3-} release was observed here. Chl *a* content was positively correlated with macrofaunal biomass and PO_4^{3-} release, possibly due to enhanced degradation processes. Finally, PO_4^{3-} fluxes were significantly higher with a greater macrofaunal specific richness, probably because it increased sediment oxidation, possibly preventing the formation of iron oxide-phosphate complexes (Bendell et al., 2010). Together, these results suggest that variations in oxygen and nutrient fluxes were not directly affected by on-bottom shellfish farming.

CONCLUSION

We observed an increase in organic matter and changes in macrofaunal assemblages in farmed sites relative to reference sites, but other compartments (e.g. meiofauna, bacteria, oxygen and nutrient fluxes) were not affected. Macrofaunal biomass and Chl *a* content were shown to be the two variables that were best correlated with modifications of ecosystem properties and functioning. Furthermore, variations in oxygen and nutrient fluxes seem to have been the result of an increase in total macrofaunal biomass and species richness, and associated physiological and biogeochemical activities. These results provide a better understanding of underlying processes inducing changes in ecosystem functioning.

CONCLUSION GENERALE

CONTRIBUTION DE L'ÉTUDE

De nombreuses études ont tenté de mieux comprendre comment les changements de la diversité des espèces à l'échelle du globe peuvent affecter les fonctions et les services des écosystèmes (Loreau et al., 2002; Naeem et al., 2009). Cependant, peu de ces études portent sur l'environnement benthique marin. L'objectif principal de cette thèse était de mieux comprendre comment une modification de la biodiversité peut interférer sur le fonctionnement de l'écosystème benthique intertidal.

Cette thèse comprenait deux grandes étapes. Dans un premier temps, les expériences de manipulation de la biodiversité en laboratoire ont permis de comprendre de façon approfondie les processus écologiques en jeu et de mieux envisager les effets des changements de biodiversité sur les communautés benthiques et les fonctions qui en résultent. L'utilisation d'une communauté benthique déjà bien connue (Desrosiers & Brêthes, 1984; Michaud et al., 2005; Michaud et al., 2006; 2009), la communauté à *M. balthica*, a permis de comprendre les différents aspects de son fonctionnement (Chapitre 1) et de tester si l'identité des espèces et/ou la richesse spécifique (biodiversité) (Chapitre 2) ont un rôle important sur les fonctions mesurées (abondance et taille / composition bactérienne). Dans un deuxième temps, l'étude en milieu naturel de la conchyliculture en zone intertidale (Chapitre 3), qui modifie directement la biodiversité benthique par l'ajout sur et dans les sédiments des espèces cultivées (Toupoint et al., 2008; Whiteley & Bendell-Young, 2007), a permis de tester si la diversité spécifique ou d'autres caractéristiques de la communauté sont corrélés avec des fonctions de cet écosystème benthique. Ainsi, chacun

des chapitres nous a apporté une vision différente et complémentaire, afin de mieux répondre à notre objectif de travail.

La nouvelle approche multiple (Chapitre 1) proposée par Reiss et al. (2009), consistant à considérer à la fois les traits fonctionnels des espèces, leurs interactions, ainsi que leurs effets sur plusieurs fonctions, nous a permis de mettre en évidence la grande complexité (lien entre les espèces, interactions) de la communauté à *M. balthica*. Nous avons ainsi pu considérer une très grande variété d'organismes benthiques (bactéries, méio et macrofaune) simultanément, ce qui est rarement le cas dans les autres études portant sur le sujet. Cette approche originale s'est donc montrée très efficace afin de bien cerner le rôle de chaque espèce macrofaunique et de la méiofaune sur le fonctionnement de l'écosystème benthique intertidal. En effet, les traits fonctionnels des espèces macrofauniques sont extrêmement importants et permettent de prévoir l'effet de la présence des espèces sur les fonctions. Tout comme l'ont montré d'autres études (Michaud et al., 2005; Michaud et al., 2006), *A. virens* est un biodiffuseur à galerie qui joue un rôle prépondérant sur les flux biogéochimiques. Par contre, le mode de bioturbation biodiffuseur des deux bivalves étudiés *M. balthica* et *M. arenaria* semble avoir un moindre effet sur les flux biogéochimiques. Dans leur cas, c'est surtout le mode de nutrition qui semble affecter le fonctionnement de l'écosystème. En effet, le déposivore de surface *M. balthica* a entraîné une forte modification de la composition des sédiments de surface (diminution des abondances bactériennes et du contenu en matière organique). Le suspensivore *M. arenaria* n'a pas modifié les fonctions que nous avons mesurées, mais il est fort probable qu'il ait entraîné des changements dans la colonne d'eau (ex : composition phytoplanctonique). La prise en compte des différents traits fonctionnels des espèces a donc été d'une grande aide pour comprendre le rôle de chaque espèce dans le système, surtout en considérant plusieurs fonctions simultanément. Cependant, malgré le fait que la méiofaune soit généralement peu ou pas considérée dans les études portant sur les relations B-FE, ce groupe d'organismes s'est révélé être particulièrement important et représente l'aspect le plus innovateur de notre étude. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que la présence de méiofaune peut modifier le comportement des organismes de la macrofaune, pouvant engendrer par la suite des

modifications des fonctions mesurées. De plus, la méiofaune joue aussi un rôle non négligeable sur les fonctions elles-mêmes, puisque sa seule présence peut modifier des flux biogéochimiques (O_2 , NH_4^+ , NO_x^- et PO_4^{3-}) ainsi que le compartiment microbien. L'utilisation de cette nouvelle approche multiple nous a donc fourni des éléments importants pour bien comprendre de nombreux processus en jeu dans une communauté benthique.

La richesse spécifique et l'identité des espèces de macrofaune (Chapitre 2) ont été utilisées afin de tester si l'un et/ou l'autre joue un rôle dans la modification du compartiment microbien dans les sédiments. Les résultats de nos expériences ont montré clairement que les traits fonctionnels des espèces ont un rôle majeur dans les propriétés mesurées. En effet, à la fois l'abondance et l'activité / composition du compartiment microbien ont été modifiés. Comme le suggéraient les études précédentes (Mermillod-Blondin et al., 2004; Michaud et al., 2009), le polychète *A. virens* a joué un rôle très important, puisque sa présence entraîne une modification significative du compartiment microbien avec à la fois une augmentation de l'abondance bactérienne et de l'écologie bactérienne en profondeur (changement de diversité spécifique et / ou de la taille). La présence de la méiofaune, dont la taille est intermédiaire entre celles de la macrofaune et des bactéries, peut aussi modifier le système benthique. En effet, les interactions non-trophiques entre les espèces macrobenthiques sont modifiées en présence de méiofaune, ce qui engendre un changement de la communauté microbienne. La méiofaune peut aussi directement modifier le compartiment microbien en raison de ses différentes activités telles que la consommation (mode de nutrition majoritairement dépositivore) directe de bactéries, et probablement aussi la production de mucus et la bioturbation (Moens et al., 2005; Nascimento et al., 2012). La méiofaune peut aussi fractionner la matière organique et la rendre disponible pour les bactéries (Giere, 2009). Après avoir comparé différents paramètres de la communauté, c'est le taux de bioturbation verticale (advection) qui semble être le meilleur prédicteur pour expliquer des changements du compartiment microbien. Ceci explique donc le rôle prépondérant de *A. virens*, dont le type de bioturbation amène une advection verticale importante des particules sédimentaires et des éléments dissous,

changeant alors les abondances des bactéries et de leur composition (bactéries aérobies vs sulfato-réductrices) et/ou activité. Ainsi, certaines espèces clés semblent jouer un rôle majeur, qui est principalement lié à leurs traits fonctionnels. Comme déjà observé dans d'autres études (Mouillot et al., 2011), cela suggère que la diversité fonctionnelle, au lieu de la richesse spécifique, pourrait être un très bon indicateur pour prédire les changements de fonctionnement des écosystèmes.

L'exemple en milieu naturel de la conchyliculture en zone intertidale (Chapitre 3) a été utilisé afin de voir comment une modification directe de la biodiversité affecte le fonctionnement de l'écosystème. Comme nous l'attendions (Bendell et al., 2010), le contenu sédimentaire en matière organique a augmenté sur les sites utilisés pour la culture de bivalves par rapport aux sites non exploités. Cependant, nous n'avons pas observé de changements dans les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment, bien que les processus de la diagénèse précoce (responsable entre autres de la dégradation de la matière organique) aient été stimulés. De plus, la richesse spécifique n'a pas été modifiée entre les habitats, mais la composition des communautés benthiques était significativement différente. Ainsi, même si la composition en espèces macrobenthiques était modifiée, les fonctions liées (flux biogéochimiques) ne semblaient pas être directement changées, suggérant que les espèces remplacées avaient dans l'ensemble le même rôle fonctionnel que les espèces des sites de référence. Par exemple, les fonctions liées à la palourde japonaise (*R. philippinarum*), qui est l'espèce introduite, viendraient donc remplacer celles engendrées par la palourde endémique de l'île de Vancouver (*Protothaca staminea*) sur les sites cultivés par rapport aux sites références. Par contre, la biomasse totale de la macrofaune joue un rôle majeur et pourrait donc servir de prédicteur des fonctions, en particulier pour les flux biogéochimiques qui sont généralement sensibles à une augmentation de la respiration et de l'excrétion des organismes (Magni et al., 2000). La richesse spécifique de la macrofaune joue aussi un rôle important sur l'émission de flux de phosphates (liés à la dégradation de la MO) et sur la méiofaune, probablement en raison d'une utilisation plus diversifiée des ressources. Finalement, la quantité de matière organique et le contenu sédimentaire en Chl *a* sont aussi de bons prédicteurs des fonctions

(flux de phosphates, bactéries et méiofaune). Dans cette étude, nous avons donc montré qu'à la fois les traits fonctionnels des espèces et le nombre d'espèces peuvent être importants, mais que d'autres processus semblent prévaloir (particulièrement la biomasse).

Les résultats de ces 3 chapitres montrent que, dans cette étude, les variations dans les fonctions mesurées ne semblent pas toujours être liées au nombre d'espèces retrouvées dans les incubations, mais plutôt à l'identité des espèces présentes et à leurs traits fonctionnels. Ainsi, si l'on revient aux hypothèses principales présentées dans l'introduction générale et expliquant la relation « biodiversité-fonctionnement de l'écosystème » (Fig. 1), plusieurs conclusions peuvent être avancées suivant les 5 hypothèses suivantes:

- Hypothèse de la redondance des espèces : nous avons montré que les différentes espèces pouvaient avoir un effet différent selon la fonction mesurée. Nos résultats suggèrent donc qu'il y aurait faible redondance entre les espèces, d'autant plus si l'on considère plusieurs fonctions (traits fonctionnels) simultanément.

- Hypothèse de la singularité entre les espèces : cette hypothèse semble probable puisque chaque espèce influence des fonctions différentes. Cependant, certaines espèces, comme la palourde japonaise et la palourde autochtone de l'île de Vancouver, semblent avoir des fonctions redondantes. On peut par contre se demander si ces deux espèces pourraient occuper le même environnement au même moment dans des conditions naturelles, en raison de leur compétition pour l'espace ou la nourriture par exemple. Cette hypothèse reste donc valide suivant nos résultats.

- Hypothèse de la singularité avec introduction d'espèces exotiques : nous n'avons pas observé de modification dans les fonctions mesurées lors de l'introduction d'espèces exotiques (palourde japonaise et huître du Pacifique) sur les sites aquacoles, ce qui laisse penser que cette hypothèse n'est pas valide dans notre cas.

- Hypothèse des espèces clés : nous avons observé que *A. virens* joue un rôle majeur sur le remaniement sédimentaire et les flux de nutriments (surtout pour l'oxygène), ce qui

suggère que cette hypothèse pourrait être valide et que la disparition d'une espèce clé pourrait engendrer une perte drastique des fonctions. Cependant, nous ne pouvons pas conclure si cette perte pourrait affecter les autres fonctions que nous n'avons pas mesurées dans cette étude.

- Hypothèse de l'idiosyncrasie : dans cette étude, nous n'avons pas considéré différentes classes d'âge, le sexe des organismes ou différents environnements. Il n'est donc pas possible de conclure si d'autres conditions expérimentales auraient pu modifier nos résultats.

Ainsi, nos résultats ne permettent pas de conclure clairement quant au meilleur modèle pour expliquer la relation entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème benthique. Cependant, nos observations tendent à privilégier les hypothèses « singularité des espèces », « espèces clés » et « idiosyncrasie ». D'autres études seront nécessaires afin d'appuyer ou de réfuter ces hypothèses.

En conclusion, ces trois chapitres ont mis en évidence que la relation entre la biodiversité benthique et le fonctionnement des écosystèmes intertidaux est extrêmement complexe, d'autant plus lorsque l'on considère les organismes appartenant à différentes classes de taille et à différents niveaux trophiques. De plus, l'étude des traits fonctionnels des espèces, plutôt qu'uniquement le nombre d'espèces, semble l'avenue à privilégier pour les futures études et nécessite de considérer plusieurs fonctions pour bien classer les espèces (Fig. C.1). Ainsi, si l'on replace ce projet de doctorat dans le cadre du réseau CHONe (Canadian Healthy Oceans Network) dont l'objectif principal est de proposer des critères scientifiques pour la conservation et l'utilisation durable de la biodiversité marine au Canada, nous suggérons d'axer les recherches sur la relation « diversité fonctionnelle – fonctionnement des écosystèmes ».

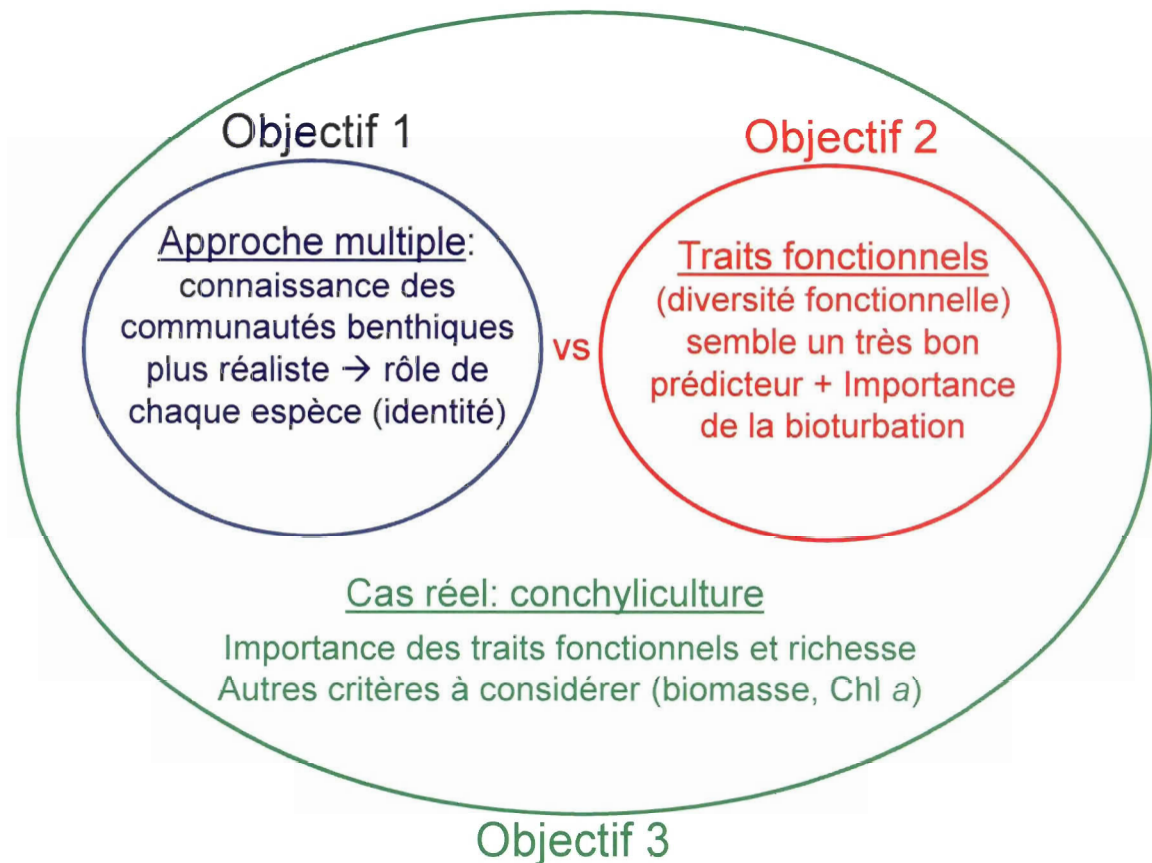


Figure C. 1 : Schéma conceptuel présentant les conclusions principales des 3 objectifs de recherche de cette thèse. En bleu : les conclusions de l'objectif 1, en rouge : les conclusions de l'objectif 2 et en vert : les conclusions de l'objectif 3.

PERSPECTIVES

Nous avons montré que les traits des espèces semblent très importants pour comprendre et prédire les fonctions. Cependant, nous n'avons pas toujours pu expliquer tous les processus en jeu. Plusieurs possibilités peuvent être proposées pour pallier à ce problème dans de futurs travaux, afin de mieux comprendre quels sont les processus sous-jacents qui expliquent précisément comment les fonctions de l'écosystème peuvent être modifiées.

- Le chapitre 1 a mis en évidence une modification des flux biogéochimiques suivant les traits des espèces et le chapitre 3 a montré le rôle prépondérant de la biomasse sur les flux. Cependant, le lien direct entre ces compartiments n'a pu être mis en évidence. En effet, avec ces 2 études, il est impossible de distinguer si les flux mesurés dans l'eau surnageante sont liés à une perturbation de la stratification biogéochimique des sédiments (bioturbation) et / ou au métabolisme des organismes. Cependant, plusieurs analyses supplémentaires (détaillées ci-après) pourraient nous permettre de comprendre plus précisément les mécanismes qui entraînent des changements dans les flux biogéochimiques dans de futures études :

- Les activités métaboliques des organismes et leurs effets sur les flux de nutriments peuvent être mesurés dans des chambres d'incubation contenant uniquement les organismes (Magni et al., 2000). Des données sont d'ailleurs disponibles pour la palourde japonaise et pourraient donc nous permettre d'évaluer le rôle direct, par excrétion ou consommation, de ces organismes sur les flux de nutriments (Magni et al., 2000). Les activités métaboliques des autres espèces restent cependant à être déterminées en laboratoire.

- L'analyse de la bioturbation (advection et biodiffusion) à l'aide de luminophores, particules fluorescentes servant de traceurs, préalablement déposés à la surface des sédiments puis décomptés dans les différentes couches sédimentaires (Gilbert et al., 1998; Michaud, 2006). Ces données pourraient alors être corrélées au flux de nutriments et

d'oxygène afin de détecter si les changements observés dans l'eau surnageante sont issus du remaniement sédimentaire. Cela nous permettrait de vérifier l'hypothèse voulant que les changements des flux biogéochimiques entraînés par la présence d'*A. virens* sont bien liés à son mode de bioturbation (trait fonctionnel) et non à son métabolisme.

- Le chapitre 3 a montré de forts changements à la fois dans le contenu organique et dans la granulométrie des sédiments des sites cultivés, ce qui pourrait suggérer des changements dans les processus de diagenèse précoce. Cependant, les flux à l'interface eau-sédiment ne semblent pas avoir été modifiés en fonction de ces caractéristiques. En ayant mesuré la quantité d'oxygène et de nutriments directement à l'intérieur du sédiment (Bendell et al., 2010), nous aurions pu évaluer s'il y avait une intensification des processus de dégradation de la matière organique, et évaluer si les flux observés à l'interface eau-sédiment étaient proportionnels aux contenus en nutriments dans les sédiments. Dans le cas contraire, les résultats auraient engendré des conclusions différentes, puisque cela aurait signifié que les nutriments produits dans les sédiments étaient utilisés par des organismes, comme le microphytobenthos, présents à proximité ou à la surface des sédiments. On aurait alors suggéré la mise en place d'un rétrocontrôle négatif du système (Komorita et al., 2010), puisque les nutriments produits dans le sédiment auraient été consommés par le microphytobenthos à la surface des sédiments, n'entraînant donc pas de changement dans les flux mesurés à l'interface eau-sédiment. Les futures études devraient donc absolument considérer ce point, afin de pouvoir interpréter les résultats de la façon la plus juste, surtout dans une vision d'évaluation des conséquences environnementales d'activités anthropiques.

• Les chapitres 1 et 2 ont montré que les fonctions mesurées en présence de plusieurs espèces peuvent être différentes de ce que l'on prévoit par l'addition des fonctions mesurées en monoculture. L'utilisation du CT-Scan (Dufour et al., 2005; Michaud et al., 2003) aurait permis de mettre en évidence les modifications des interactions entre les espèces. En effet, cette technique permet d'avoir une vision en 3 dimensions de l'intérieur des carottes sédimentaires et, ainsi, de distinguer toutes les structures des terriers associées aux espèces présentes, ainsi que leur disposition dans les sédiments. Nous pourrions alors

vérifier si une augmentation du nombre d'espèces avec des traits fonctionnels différents entraîne une modification de la répartition spatiale des individus, et donc une occupation différente des niches disponibles (Cardinale, 2011). De plus, en calculant le volume des structures (terriers, etc.) dans les sédiments, on pourrait évaluer l'impact sur les flux biogéochimiques et l'oxygénation des sédiments et par conséquent sur les communautés et l'abondance bactériennes et méiofauniques. Finalement, l'utilisation d'un « micro-CT-Scan » (Mazik et al., 2008), qui permet de voir les structures à petite échelle, aurait permis de voir la répartition de la méiofaune dans les sédiments. Cela pourrait nous aider à expliquer les modifications des fonctions mesurées en présence ou non de méiofaune, et suivant les combinaisons d'espèces macrofauniques associées.

- Nous avons considéré le compartiment microbien dans les 3 chapitres de cette thèse, ce qui a apporté des informations complémentaires et nécessaires à la compréhension des processus étudiés. Ainsi, la technique que nous avons développée pour dénombrer les bactéries sédimentaires grâce à la cytométrie en flux, s'est avérée être extrêmement efficace, comparativement au décompte en microscopie qui est très long. De plus, cette technique a permis de mesurer le contenu en acides nucléiques des cellules, donnant ainsi des informations sur la composition et / ou l'activité des bactéries (Bouvier et al., 2007). Cette technique mériterait donc un développement supplémentaire afin d'être applicable pour d'autres types de substrats, en particulier pour les substrats vaseux et argileux, et donc faire en sorte que le compartiment microbien soit plus facile à considérer dans de prochaines études. La distinction entre les types de bactéries (aérobies, sulfato-réductrice, etc.) serait également d'une grande aide.

Nouvelles avenues pour le futur :

- Du point de vue de l'aquaculture, il serait nécessaire de considérer simultanément un ensemble de variables et de fonctions que nous avons décrites précédemment (matière organique, granulométrie, profil biogéochimiques dans les sédiments, paysage sédimentaire (avec le CT-Scan), bactéries, méiofaune, macrofaune, flux biogéochimiques, etc.). Cette multiplication des paramètres mesurés permettrait d'avoir une vision plus complète des

changements engendrés par les différents types d'aquaculture (ex : culture hors-sol, dans les sédiments, différents organismes). Les critères les plus pertinents quant à l'impact de l'aquaculture sur le fonctionnement de l'environnement pourraient alors être déterminés. Ce genre d'outil (paramètres présentés précédemment) serait alors d'une grande utilité dans le but d'améliorer les méthodes actuelles de monitoring de l'aquaculture (ex : mesure des sulfures dans les sédiments) qui ne font pas l'unanimité dans le domaine aquacole et sont essentielles en vue d'une aquaculture durable.

- Dans le but d'améliorer la compréhension des écosystèmes marins, l'approche multiple utilisée dans cette thèse devrait être généralisée dans les futures études afin de recueillir le plus d'informations possible et d'augmenter notre connaissance concernant les impacts des changements de biodiversité sur les fonctions de l'écosystème. Ce doctorat donne un aperçu des possibilités qu'offre une telle approche, mais elle pourrait être couplée à de nouvelles approches innovatrices parues dans les dernières années :

- McLenaghan et al. (2011) ont considéré dans leur étude, à la fois la macrofaune et son couplage avec les macroalgues benthiques. En effet, ils ont ainsi pu montrer les liens entre les activités des espèces de macrofaune, entre autres *A. virens* et *M. arenaria*, sur la biomasse et la productivité des macroalgues, via les modifications des flux biogéochimiques issus des sédiments. Leur étude a, tout comme la nôtre, mis en évidence l'importance que jouent les traits fonctionnels des espèces (effet de l'identité des espèces) sur les fonctions de l'écosystème. Bien que notre étude ait apporté un élément supplémentaire extrêmement important en incluant le compartiment méiofaunique dans les expériences, l'ajout des macroalgues serait un atout majeur puisque l'on aurait un écosystème plus complexe, beaucoup plus représentatif de la réalité. De plus, cette approche permettrait d'aller plus loin dans la mesure des fonctions, avec une mesure directe de la productivité, et non seulement un proxy (les flux biogéochimiques) des fonctions de l'écosystème. Cela peut également être fait en mesurant la production microphytobenthique.

- L'étude de Mouillot et al. (2011) et leurs récents travaux (en soumission), ont mis en avant l'importance de considérer différents traits fonctionnels pour comprendre l'effet que jouent les espèces sur les fonctions de l'écosystème. Dans notre étude, nous avons examiné à la fois le mode de bioturbation et le mode de nutrition, mais avec l'approche proposée par ces chercheurs, le nombre de traits fonctionnels est beaucoup plus élevé (autour de 15 traits) et, surtout, ces traits sont considérés simultanément dans les analyses statistiques. Par contre, cela implique de considérer des écosystèmes avec beaucoup plus d'espèces. Les expériences se feraient aussi préférentiellement *in situ* sur de plus longues périodes de temps, avec la possibilité de retirer des espèces pour voir l'effet direct d'une perte de biodiversité. Cette approche pourrait être couplée à la nôtre, incluant à la fois l'utilisation d'une multitude de traits fonctionnels des espèces, leurs effets sur une variété de fonctions et les liens trophiques et non-trophiques.

Notre étude constitue une base importante pour de futurs travaux portant sur la relation biodiversité-fonctionnement de l'écosystème marin. En effet, elle met l'accent sur la nécessité d'utiliser une approche multiple (traits fonctionnels, liens trophiques/non-trophiques, plusieurs fonctions) et de considérer l'identité des espèces (par l'intermédiaire de plusieurs traits fonctionnels) plutôt qu'uniquement le nombre d'espèces. Cette étude ouvre donc la porte à des possibilités plus grandes en recherche, notamment sur la diversité fonctionnelle et éventuellement sur les services à l'écosystème. Nos résultats offriront également une base pour le développement d'outils de monitorages afin de mieux comprendre les changements associés aux activités anthropiques en zone intertidale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AARSEN L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80(1):183-184.
- ALLER R.C. 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediments and overlying water. Dans: MCCALL P. L., TEVESZ, M.J.S. (Ed.), *Animal-Sediment Relations*, Plenum Press, New York. pp. 53-102.
- ALLER R.C. 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology* 114:331-345.
- ALLER R.C., ALLER Y. 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnology and Oceanography* 37(5):1018-1033.
- AMINOT A., CHAUSSEPIED M. 1983. *Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. Centre national pour l'exploitation des océans. 395 p.
- ANDERSON M.J. 2005. PERMANOVA: Permutational multivariate analysis of variance. A computer program. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 24 p.
- BALVANERA P., PFISTERER A.B., BUCHMANN N., HE J.S., NAKASHIZUKA T., RAFFAELLI D., SCHMID B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9(10):1146-1156.

- BARTOLI M., NIZZOLI D., VIAROLI P., TUROLLA E., CASTALDELLI G., FANO E.A., ROSSI R. 2001. Impact of *Tapes philippinarum* farming on nutrient dynamics and benthic respiration in the Sacca di Goro. *Hydrobiologia* 455:203-212.
- BELZILE C., BRUGEL S., NOZAI S., GRATTON Y., DEMERS S. 2008. Variations of the abundance and nucleic acid content of heterotrophic bacteria in Beaufort Shelf waters during winter and spring. *Journal of Marine Systems* 74(3-4):946-956.
- BENDELL-YOUNG L.I. 2006. Contrasting the community structure and select geochemical characteristics of three intertidal regions in relation to shellfish farming. *Environmental Conservation* 33(1):21-27.
- BENDELL L., WAN P. 2011. Application of aerial photography in combination with GIS for coastal management at small spatial scales: a case study of shellfish aquaculture. *Journal of Coastal Conservation* 15(4):417-431.
- BENDELL L.I., DUCKHAM C., L'ESPERANCE T., WHITELEY J. 2010. Changes in geochemical foreshore attributes as a consequence of intertidal shellfish aquaculture: a case study. *Marine Ecology Progress Series* 404:91-108.
- BENGTTSSON J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10(3):191-199.
- BERNER R.A. 1980. Early diagenesis: a theoretical approach. Princeton University Press, Princeton, NJ. 241 p.
- BILES C.L., PATERSON D.M., FORD R.B., SOLAN M., RAFFAELLI D.G. 2002. Bioturbation, ecosystem functioning and community structure. *Hydrology and Earth System Sciences* 6(6):999-1005.
- BOUCHET V.M.P., SAURIAU P.G. 2008. Influence of oyster culture practices and environmental conditions on the ecological status of intertidal mudflats in the

- Pertuis Charentais (SW France): A multi-index approach. *Marine Pollution Bulletin* 56(11):1898-1912.
- BOUVIER T., DEL GIORGIO P.A., GASOL J.M. 2007. A comparative study of the cytometric characteristics of High and Low nucleic-acid bacterioplankton cells from different aquatic ecosystems. *Environmental Microbiology* 9(8):2050-2066.
- BRAECKMAN U., VAN COLEN C., SOETAERT K., VINCX M., VANAVERBEKE J. 2011. Contrasting macrobenthic activities differentially affect nematode density and diversity in a shallow subtidal marine sediment. *Marine Ecology Progress Series* 422.
- CALLIER M.D., MCKINDSEY C.W., DESROSIERS G. 2008. Evaluation of indicators used to detect mussel farm influence on the benthos: Two case studies in the Magdalen Islands, Eastern Canada. *Aquaculture* 278(1-4):77-88.
- CARDINALE B., DUFFY J., SRIVASTAVA D., LOREAU M., THOMAS M., EMMERSON M. 2009. Towards a food web perspective on biodiversity and ecosystem functioning. Dans: NAEEM S. B. D. E., HECTOR A., LOREAU M., PERRINGS C. (Ed.), *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective*, Oxford Press, Oxford, UK. pp. 105-120.
- CARDINALE B.J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472(7341):86-89.
- CARON A., DESROSIERS, G., OLIVE, P.J.W., RETIÈRE, C., NOZAIS, C. 2004. Comparaison of diet and feeding of two polychaetes, *Nephtys caeca* (Fabricus) and *Nereis virens* (Sars), in an estuarine intertidal environment in Québec, Canada. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 304:225-242.
- CARPENTER J.H. 1965. The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. *Limnology and Oceanography* 10:141-143.

- CASTEL J., LABOURG P.-J., ESCARAVAGE V., AUBY I., GARCIA M.E. 1989. Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28(1):71-85.
- CHAPIN F.S., SCHULZE E.D., MOONEY H.A. 1992. Biodiversity and ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 7(4):107-108.
- CLARKE K.R., GORLEY R.N. 2006. PRIMER v6: User manual/tutorial, Plymouth routines in multivariate ecological research. PRIMER-E, Ltd., Plymouth, UK.
- CLOERN J.E. 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 9(2):191.
- CLYNICK B.G., MCKINDSEY C.W., ARCHAMBAULT P. 2008. Distribution and productivity of fish and macroinvertebrates in mussel aquaculture sites in the Magdalen islands (Quebec, Canada). *Aquaculture* 283(1-4):203-210.
- COLEMAN F.C., WILLIAMS S.L. 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 17(1):40-44.
- COULL B.C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Austral Ecology* 24(4):327-343.
- D'AMOURS O., ARCHAMBAULT P., MCKINDSEY C.W., JOHNSON L.E. 2008. Local enhancement of epibenthic macrofauna by aquaculture activities. *Marine Ecology Progress Series* 371:73-84.
- DANOVARO R. 1996. Detritus-Bacteria-Meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Marine Biology* 127(1):1-13.

- DAY R.W., QUINN G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59(4):433-463.
- DE GROOT R. 2006. Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes. *Landscape and Urban Planning* 75(3-4):175-186.
- DEFLANDRE B., GAGNÉ J.-P. 2001. Estimation of dissolved organic carbon (DOC) concentrations in nanoliter samples using UV spectroscopy. *Water Research* 35(13):3057-3062.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., GOULLETQUER P., BOROMTHANARAT W., RAZET D., GARNIER J., PROU J., BARILLE L. 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis* 13(3-5):575-579.
- DESROSIERS G., BRÊTHES J.C. 1984. Étude bionomique de la communauté à *Macoma balthica* de la batture de Rimouski. *Sciences et Techniques de l'Eau* 17:25-30.
- DUMBAULD B.R., RUESINK J.L., RUMRILL S.S. 2009. The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture* 290(3-4):196-223.
- DUPUY C., VAQUER A., LAM HOAI T., ROUGIER C., MAZOUNI N., LAUTIER J., COLLOS Y., LE GALL S. 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 205:171-184.
- EMMERSON M., HUXHAM M. 2002. How can marine ecology contribute to the biodiversity-ecosystem functioning debate? Dans: LOREAU M., et al. (Eds.),

Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives., Oxford Press, Oxford, UK. pp. 139-154.

EMMERSON M.C., RAFFAELLI D.G. 2000. Detecting the effects of diversity on measures of ecosystem function: experimental design, null models and empirical observations. *Oikos* 91(1):195-203.

EPSTEIN S.S., SHIARIS M.P. 1992. Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy tidal flat community. *Applied and Environmental Microbiology* 58(8):2426-2431.

FAO. 2007. The state of world fisheries and aquaculture 2006, FAO Fisheries and Aquaculture Department; Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. pp. 180. <http://www.fao.org/docrep/009/a0874e/a0874e00.htm>.

FAO. 2010. Fisheries and Aquaculture Department. Global datasets, Fish Stat Plus—Universal software for fishery statistical time series 197. <http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en>.

FORSTER S., ZETTLER M.L. 2004. The capacity of the filter-feeding bivalve *Mya arenaria* L. to affect water transport in sandy beds. *Marine Biology* 144(6):1183-1189.

FOX H.M., WINGFIELD C.A. 1938. A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *Journal of Experimental Biology* 15:437-445.

FRANÇOIS F., POGGIALE J.-C., DURBEC J.-P., STORA G. 1997. A new approach for the modelling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoretica* 45:295-319.

FROELICH P.N., KLINKHAMMER G.P., BENDER M.L., LUEDTKE N.A., HEATH G.R., CULLEN D., DAUPHIN P., HAMMOND D., HARTMAN B., MAYNARD V. 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern

- equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43(7):1075-1090.
- GAMFELDT L., HILLEBRAND H., JONSSON P.R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89(5):1223-1231.
- GASOL J.M., DEL GIORGIO P.A. 2000. Using flow cytometry for counting natural planktonic bacteria and understanding the structure of planktonic bacterial communities. *Scientia Marina* 64(2):197-224.
- GASTON K., SPICER J. 2004. *Biodiversity - An introduction*. Blackwell Publishing, Oxford. 208 p.
- GATTUSO J.-P., DAWSON N.A., DUARTE C.M., MIDDELBURG J.J. 2005. Patterns of publication effort in coastal biogeochemistry: a bibliometric survey (1971 to 2003). *Marine Ecology Progress Series* 294:9-22.
- GERLACH S.A. 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia* 33:55-69.
- GIERE O. 1993. *Meiobenthology: The microscopic fauna in aquatic sediments* Springer, Berlin. 328 p.
- GIERE O. 2009. *Meiobenthology: The microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Second edition Springer, Berlin. 527 p.
- GILES H., PILDITCH C.A., BELL D.G. 2006. Sedimentation from mussel (*Perna canaliculus*) culture in the Firth of Thames, New Zealand: Impacts on sediment oxygen and nutrient fluxes. *Aquaculture* 261(1):125-140.
- GILLER P.S., HILLEBRAND H., BERNINGER U.G., GESSNER M.O., HAWKINS S., INCHAUSTI P., INGLIS C., LESLIE H., MALMQVIST B., MONAGHAN M.T.,

- MORIN P.J., O'MULLAN G. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104:423-436.
- GITAY H., NOBLE I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? Dans: SMITH M., et al. (Eds.), *Vegetational functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 3-19.
- GOÑI-URRIZA M., DE MONTAUDOUIN X., GUYONEAUD R., BACHELET G., DE WIT R. 1999. Effect of macrofaunal bioturbation on bacterial distribution in marine sandy sediments, with special reference to sulphur-oxidising bacteria. *Journal of Sea Research* 41(4):269-279.
- GOSLING E. 2003. *Bivalve molluscs. Biology, ecology and culture*. Wiley-Blackwell. 456 p.
- GOUDARD A., LOREAU M. 2008. Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: an interaction web model. *The American Naturalist* 171(1):91-106.
- GRANT C., ARCHAMBAULT P., OLIVIER F., MCKINDSEY C. 2012. Influence of 'bouchot' mussel culture on the benthic environment in a dynamic intertidal system. *Aquaculture Environment Interactions* 2(2):117-131.
- GRASSHOFF K., EHRHARDT M., KREMLING K. 1983. *Methods of seawater analysis*. Second revised and extended edition, Verlag Chemie, Weinheim, Germany. 317 p.
- HALL P.O.J., HULTH S., HULTHE G., LANDEN A., TENGBERG A. 1996. Benthic nutrient fluxes on a basin-wide scale in the Skagerrak (north-eastern North Sea). *Journal of Sea Research* 35(1-3):123-137.

- HAMMES F., EGLI T. 2010. Cytometric methods for measuring bacteria in water: advantages, pitfalls and applications. *Analytical and Bioanalytical Chemistry* 397(3):1083-1095.
- HANSEN K., KING G., KRISTENSEN E. 1996. Impact of the soft-shell clam *Mya arenaria* on sulfate reduction in an intertidal sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 10(2):181-194.
- HECTOR A., JOSHI J., SCHERER-LORENZEN M., SCHMID B., SPEHN E.M., WACKER L., WEILENMANN M., BAZELEY-WHITE E., BEIERKUHNLEIN C., CALDEIRA M.C., DIMITRAKOPOULOS P.G., FINN J.A., HUSS-DANELL K., JUMPPONEN A., LEADLEY P.W., LOREAU M., MULDER C.P.H., NEBHÖVER C., PALMBORG C., READ D.J., SIAMANTZIOURAS A.S.D., TERRY A.C., TROUMBIS A.Y. 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* 21:998-1002.
- HIDDINK J.G., DAVIES T.W., PERKINS M., MACHAIROPOULOU M., NEILL S.P. 2009. Context dependency of relationships between biodiversity and ecosystem functioning is different for multiple ecosystem functions. *Oikos* 118(12):1892-1900.
- HIGGINS R.P., THIEL H. 1988. Introduction to the study of Meiofauna. Smithsonian Institut Press, Washington, DC. 488 p.
- HOOPER D.U., SOLAN M., SYMSTAD A., DIAZ S., GESSNER M.O., BUCHMANN N., DEGRANGE V., GRIME P., HULOT F., MERMILLOD-BONDIN F., ROY J., SPEHN E., VAN PEER L. 2002. Species diversity, functional diversity, and ecosystem functioning. Dans: LOREAU M., et al. (Eds.), *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives*, Oxford Press, Oxford. pp. 195-208.

- HOOPER D.U., CHAPIN F.S., EWEL J.J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J.H., LODGE D.M., LOREAU M., NAEEM S., SHMIDT B., SETÄLÄ H., SYMSTAD A.J., VANDERMEER J., WARDLE D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75(1):3–35.
- HUBAS C., SACHIDHANANDAM C., RYBARCZYK H., LUBARSKY H.V., RIGAUX A., MOENS T., PATERSON D.M. 2010. Bacterivorous nematodes stimulate microbial growth and exopolymer production in marine sediment microcosms. *Marine Ecology Progress Series* 419:85-94.
- HUMMEL H. 1985. Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the dutch Wadden Sea. Netherlands *Journal of Sea Research* 19(1):52-76.
- IENO E.N., SOLAN M., BATTY P., PIERCE G.J. 2006. How biodiversity affects ecosystem functioning: roles of infaunal species richness, identity and density in the marine benthos. *Marine Ecology Progress Series* 311:263-271.
- INGLIS G.J., GUST N. 2003. Potential indirect effects of shellfish culture on the reproductive success of benthic predators. *Journal of Applied Ecology* 40(6):1077-1089.
- ISBELL F., CALCAGNO V., HECTOR A., CONNOLLY J., HARPOLE W.S., REICH P.B., SCHERER-LORENZEN M., SCHMID B., TILMAN D., VAN RUIJVEN J. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199–202.
- JAMIESON G.S., CHEW L., GILLESPIE G., ROBINSON A., BENDELL-YOUNG L., HEATH W., BRAVENDER B., TOMPKINS A., NISHIMURA D., DOUCETTE P. 2001. Phase 0 review of the environmental impacts of intertidal shellfish

- aquaculture in Baynes Sound. Canadian Science Advisory Secretariat Research Document 2006/034, Canadian Department Fisheries and Oceans, Ottawa. 103 p.
- JONES C.G., LAWTON J.H., SHACHAK M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69(3):373-386.
- KARLSON A.M.L., NASCIMENTO F.J.A., NÄSLUND J., ELMGREN R. 2010. Higher diversity of deposit-feeding macrofauna enhances phytodetritus processing. *Ecology* 91(5):1414-1423.
- KOMORITA T., KAJIHARA R., TSUTSUMI H., SHIBANUMA S., YAMADA T., HIGAKI N., MONTANI S. 2010. Reevaluation of the nutrient mineralization process by infaunal bivalves (*Ruditapes philippinarum*) in a shallow lagoon in Hokkaido, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 383(1):8-16.
- KRISTENSEN E. 1985. Oxygen and inorganic nitrogen exchange in a "*Nereis virens*" (Polychaeta) bioturbated sediment-water system. *Journal of Coastal Research* 1(2):109-116.
- KRISTENSEN E., PENHA-LOPES G., DELEFOSSE M., VALDEMARSEN T., QUINTANA C., BANTA G. 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* 446:285-302.
- LARGAESPADA C., GUICHARD F., ARCHAMBAULT P. 2012. Meta-ecosystem engineering: Nutrient fluxes reveal intraspecific and interspecific feedbacks in fragmented mussel beds. *Ecology* 93(2):324-333.
- LEGENDRE P., LEGENDRE L. 1998. Numerical ecology 2nd ed., Elsevier, Amsterdam. 853 p.

- LOREAU M. 2008. Biodiversity and ecosystem functioning: the mystery of the deep sea. *Current Biology* 18(3):126-128.
- LOREAU M., NAEEM S., INCHAUSTI P. 2002. Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives Oxford Press, Oxford, UK. 294 p.
- LYONS W.B., NEZAT C.A., CAREY A.E., HICKS D.M. 2002. Organic carbon fluxes to the ocean from high-standing islands. *Geology* 30(5):443-446.
- MAGNI P., MONTANI S., TAKADA C., TSUTSUMI H. 2000. Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Ecology Progress Series* 198:139-155.
- MATHIESON A.C., NIENHUIS P.H. 1991. Intertidal and littoral ecosystems. Elsevier, Amsterdam. 564 p.
- MAZIK K., CURTIS N., FAGAN M.J., TAFT S., ELLIOTT M. 2008. Accurate quantification of the influence of benthic macro- and meio-fauna on the geometric properties of estuarine muds by micro computer tomography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354:192–201.
- MCKINDSEY C.W., ARCHAMBAULT P., CALLIER M.D., OLIVIER F. 2011. Influence of suspended and off-bottom mussel culture on the sea bottom and benthic habitats: a review. *Canadian Journal of Zoology* 89(7):622-646.
- MCCLENAGHAN N.A., TYLER A.C., MAHL U.H., HOWARTH R.W., MARINO R.M. 2011. Benthic macroinvertebrate functional diversity regulates nutrient and algal dynamics in a shallow estuary. *Marine Ecology Progress Series* 426:171-184.
- MERMILLOD-BLONDIN F., FRANÇOIS-CARCAILLET F., ROSENBERG R. 2005. Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315:187–209.

- MERMILLOD-BLONDIN F., ROSENBERG R., FRANÇOIS-CARCAILLET F., NORLING K., MAUCLAIRE L. 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36:271–284.
- MERMILLOD-BLONDIN F., MARIE S., DESROSIERS G., LONG B., DE MONTETY L., MICHAUD E., STORA G. 2003. Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodesitometry: importance of fine-scale heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 287:193-208.
- MICHAUD E. 2006. Rôle de la diversité fonctionnelle de la communauté à *Macoma balthica* (estuaire du Saint-Laurent, Québec, Canada) sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment et sur le mélange particulaire, Université du Québec à Rimouski, Rimouski. pp. 212.
- MICHAUD E., DESROSIERS G., MERMILLOD-BLONDIN F., SUNDBY B., STORA G. 2005. The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326:77-88.
- MICHAUD E., DESROSIERS G., MERMILLOD-BLONDIN F., SUNDBY B., STORA G. 2006. The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment–water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337:178-189.
- MICHAUD E., DESROSIERS G., ALLER R.C., MERMILLOD-BLONDIN F., SUNDBY B., STORA G. 2009. Spatial interactions in the *Macoma balthica* community control biogeochemical fluxes at the sediment-water interface and microbial abundances. *Journal of Marine Research* 67(1):43-70.

- MIRTO S., LA ROSA T., DANOVARO R., MAZZOLA A. 2000. Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin* 40(3):244-252.
- MOENS T., DOS SANTOS G.A.P., THOMPSON F., SWINGS J., FONSÊCA-GENEVOIS V., VINCX M., DE MESEL I. 2005. Do nematode mucus secretions affect bacterial growth? *Aquatic Microbial Ecology* 40(1):77-83.
- MONTAGNA P.A., COULL B.C., HERRING T.L., DUDLEY B.W. 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17:381-394.
- MOUILLOT D., VILLÉGER S., SCHERER-LORENZEN M., MASON N.W.H. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6(3):e17476. doi:10.1371/journal.pone.0017476.
- NAEEM S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology* 83(6):1537-1552.
- NAEEM S., BUNKER D., HECTOR A., LOREAU M., PERRINGS C. 2009. Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective. Oxford Press, Oxford. 384 p.
- NASCIMENTO F.J.A., NÄSLUND J., ELMGREN R. 2012. Meiofauna enhances organic matter mineralization in soft sediment ecosystems. *Limnology and Oceanography* 57(1):338-346.
- NETTO S., VALGAS I. 2010. The response of nematode assemblages to intensive mussel farming in coastal sediments (Southern Brazil). *Environmental Monitoring and Assessment* 162(1):81-93.
- NIELSEN A.M., ERIKSEN N.T., IVERSEN J.J.L., RIISGÅRD H.U. 1995. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-

- feeder) and *N. virens* (omnivorous)-a comparative study. Marine Ecology Progress Series 125:149-158.
- NIZZOLI D., WELSH D.T., VIAROLI P. 2011. Seasonal nitrogen and phosphorus dynamics during benthic clam and suspended mussel cultivation. Marine Pollution Bulletin 62(6):1276-1287.
- NORLING K., ROSENBERG R., HULTH S., GREMARE A., BONSDORFF E. 2007. Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. Marine Ecology Progress Series 332:11-23.
- O'CONNOR N., CROWE T.P. 2005. Biodiversity loss and ecosystem functioning: distinguish between number and identity of species. Ecology 86(7):1783-1796.
- ÓLAFSSON E., RAGNAR E., OURANIA P. 1993. Effects of the deposit-feeding benthic bivalve *Macoma balthica* on meiobenthos. Oecologia 93(4):457-462.
- ÓLAFSSON E., ULLBERG J., ARROYO N.L. 2005. The clam *Macoma balthica* prevents *in situ* growth of microalgal mats: implications for meiofaunal assemblages. Marine Ecology Progress Series 298:179-188.
- ÓLAFSSON E.B. 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: a field experiment. Journal of Animal Ecology 55(2):517-526.
- ÓLAFSSON E.B. 2003. Do macrofauna structure meiofauna assemblages in marine soft-bottoms? A review of experimental studies. Vie et Milieu 53(4):249-265.
- PASCAL P.-Y., DUPUY C., RICHARD P., NIQUIL N. 2008. Bacterivory in the common foraminifer *Ammonia tepida*: Isotope tracer experiment and the controlling factors. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 359:55-61.

- PERES J. 1982. Specific benthic assemblages. Dans: KINNE O. E. (Ed.), *Marine ecology: a comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters*: 5. Ocean management: 1., John Wiley and Sons, New York. pp. 523-582.
- PERKINS D.M., MCKIE B.G., MALMQVIST B., GILMOUR S.G., REISS J., WOODWARD G. 2011. Environmental warming and biodiversity–ecosystem functioning in freshwater microcosms: Partitioning the effects of species identity, richness and metabolism. *Integrative Ecology - From Molecules to Ecosystems* 43:177-209.
- PERSOONE G. 1971. A simple volumeter for small invertebrates. *Helgoland Marine Research* 22:141-143.
- PETCHEY O.L., GASTON K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6):741-758.
- PETCHEY O.L., O'GORMAN E.J., FLYNN D.F.B. 2009. A functional guide to functional diversity measures. Dans: NAEEM S., et al. (Eds.), *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective.*, Oxford Press, Oxford. pp. 49-59.
- PETCHEY O.L., MORIN P.J., HULOT F.D., LOREAU M., MCGRADY-STEED J., NAEEM S. 2002. Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning. Dans: LOREAU M., et al. (Eds.), *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives*, Oxford Press, Oxford. pp. 127-138.
- PRINS T.C., SMAAL A.C., DAME R.F. 1997. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* 31(4):349-359.

- QUARESMA V.D.S., AMOS C.L., FLINDT M. 2004. The influences of biological activity and consolidation time on laboratory cohesive beds. *Journal of Sedimentary Research* 74(2):184-190.
- QUINN G.P., KEOUGH M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge Univ Press. 556 p.
- RAFFAELLI D. 2006. Biodiversity and ecosystem functioning: issues of scale and trophic complexity. *Marine Ecology Progress Series* 311:285-294.
- RAFFAELLI D., HAWKINS S. 1996. Intertidal ecology. Kluwer Academic, Dordrecht. 356 p.
- REISS J., BRIDLE J.R., MONTOYA J.M., WOODWARD G. 2009. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology and Evolution* 24(9):505-514.
- RIAUX-GOBIN C., KLEIN B. 1993. Microphytobenthic biomass measurement using HPLC and conventional pigment analysis, *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, Lewis Publishers Boca Raton. pp. 369-376.
- RICHARD M., ARCHAMBAULT P., THOUZEAU G., DESROSIERS G. 2006. Influence of suspended mussel lines on the biogeochemical fluxes in adjacent water in the Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:1198-1213.
- RICHARD M., ARCHAMBAULT P., THOUZEAU G., DESROSIERS G. 2007a. Summer influence of 1 and 2 yr old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). *Marine Ecology Progress Series* 338:131-143.
- RICHARDSON N.F., RUESINK J.L., NAEEM S., HACKER S.D., TALLIS H.M., DUMBAULD B.R., WISEHART L.M. 2008. Bacterial abundance and aerobic

- microbial activity across natural and oyster aquaculture habitats during summer conditions in a northeastern Pacific estuary. *Hydrobiologia* 596(1):269-278.
- RIEMANN F., SCHRAGE M. 1978. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia* 34(1):75-88.
- RYSGAARD S., CHRISTENSEN P.B., SØRENSEN M.V., FUNCH P., BERG P. 2000. Marine meiofauna, carbon and nitrogen mineralization in sandy and soft sediments of Disko Bay, West Greenland. *Aquatic Microbial Ecology* 21(1):59-71.
- SCHERRER B. 2007. *Biostatistique*, Gaëtan Morin éditeur, Montréal. 816 p.
- SCHMIDT J.L., DEMING J.W., JUMARS P.A., KEIL R.G. 1998. Constancy of bacterial abundance in surficial marine sediments. *Limnology and Oceanography* 43(5):976-982.
- SERVAIS P., CASAMAYOR E.O., COURTIES C., CATALA P., PARTHUISOT N., LEBARON P. 2003. Activity and diversity of bacterial cells with high and low nucleic acid content. *Aquatic Microbial Ecology* 33(1):41-51.
- SOLAN M. 2000. The concerted use of 'traditional' and Sediment Profile Imagery (SPI) methodologies in marine benthic characterisation and monitoring. PhD thesis, National University of Ireland, Galway.
- SOLAN M., BATTY P., BULLING M.T., GODBOLD J.A. 2008. How biodiversity affects ecosystem processes: implications for ecological revolutions and benthic ecosystem function. *Aquatic Biology* 2(3):289-301.
- SPENCER B.E., KAISER M.J., EDWARDS D.B. 1997. Ecological effects of intertidal Manila clam cultivation: observations at the end of the cultivation phase. *Journal of Applied Ecology* 34:444-452.

- STACHOWICZ J.J., BRUNO J.F., DUFFY J.E. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38:739-766.
- SUNDBY B., GOBEIL C., SILVERBERG N., MUCCI A. 1992. The phosphorus cycle in coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 37(6):1129-1145.
- THÉBAULT E., LOREAU M. 2006. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning in food webs. *Ecological Research* 21(1):17-25.
- THÉBAULT E., HUBER V., LOREAU M. 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning: contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116:163-173.
- TILMAN D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* 77(2):350-363.
- TILMAN D., KNOPS J., WEDIN D., REICH P. 2002. Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands. Dans: LOREAU M., et al. (Eds.), *Biodiversity and ecosystems functioning: synthesis and perspectives*, Oxford Press, Oxford. pp. 21-35.
- TITA G., DESROSIERS G., VINCX M., NOZAIS C. 2000. Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243:261-282.
- TITA G., DESROSIERS G., VINCX M., CLÉMENT M. 2002. Intertidal meiofauna of the St Lawrence estuary (Quebec, Canada): diversity, biomass and feeding structure of nematode assemblages. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:779-791.

- TOUPOINT N., GODET L., FOURNIER J., RETIERE C., OLIVIER F. 2008. Does Manila clam cultivation affect habitats of the engineer species *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? Marine Pollution Bulletin 56(8):1429-1438.
- UNDERWOOD A.J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance Cambridge University Press Cambridge. 504 p.
- VAN DUYL F.C., KOP A.J., SANDEE A.J.J. 1992. The impact of organic matter and macrozoobenthos on bacterial and oxygen variables in marine sediment boxcosms. Netherlands Journal of Sea Research 29(4):343-355.
- VAN OEVELEN D., MIDDELBURG J.J., SOETAERT K., LEON M. 2006. The fate of bacterial carbon in an intertidal sediment: modeling an *in situ* isotope tracer experiment. Limnology and Oceanography 51(3):1302-1314.
- VASAS V., JORDÁN F. 2006. Topological keystone species in ecological interaction networks: Considering link quality and non-trophic effects. Ecological Modelling 196(3-4):365-378.
- VERRHIEST G.J., CORTES S., CLEMENT B., MONTUELLE B. 2002. Chemical and bacterial changes during laboratory conditioning of formulated and natural sediments. Chemosphere 46(7):961-974.
- WALKER B., KINZIG A., LANGRIDGE J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems 2(2):95-113.
- WANG Y., HAMMES F., DE ROY K., VERSTRAETE W., BOON N. 2010. Past, present and future applications of flow cytometry in aquatic microbiology. Trends in Biotechnology 28(8):416-424.
- WARWICK R.M., CLARKE K.R. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. Journal of Applied Ecology 35(4):532-543.

- WATANABE S., KATAYAMA S., KODAMA M., CHO N., NAKATA K., FUKUDA M. 2009. Small-scale variation in feeding environments for the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in a tidal flat in Tokyo Bay. *Fisheries Science* 75(4):937-945.
- WHITELEY J., BENDELL-YOUNG L. 2007. Ecological implications of intertidal mariculture: observed differences in bivalve community structure between farm and reference sites. *Journal of Applied Ecology* 44:495-505.
- WIDDICOMBE S., NEEDHAM H.R. 2007. Impact of CO₂-induced seawater acidification on the burrowing activity of *Nereis virens* and sediment nutrient flux. *Marine Ecology Progress Series* 341:111-122.
- WITMAN J.D., CUSSON M., ARCHAMBAULT P., PERSHING A.J., MIESZKOWSKA N. 2008. The relation between productivity and species diversity in temperate-arctic marine ecosystems. *Ecology* 89(sp11):66-80.
- WORM B., BARBIER E.B., BEAUMONT N., DUFFY J.E., FOLKE C., HALPERN B.S., JACKSON J.B.C., LOTZE H.K., MICHELI F., PALUMBI S.R., SALA E., SELKOE K.A., STACHOWICZ J.J., WATSON R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314(5800):787-790.
- ZAK D.R., HOLMES W.E., WHITE D.C., PEACOCK A.D., TILMAN D. 2003. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology* 84(8):2042-2050.

